

Tartu Ülikool
Loodus- ja tehnoloogiateaduskond
Ökoloogia- ja Maateaduste Instituut
Botaanika osakond

Marit Mett

**PEREMEESTAIME, VEEREŽIIMI JA
MULLAOMADUSTE MÕJU PAJULISTE
EKTOMÜKORIISALE**

Magistritöö

Juhendajad: Leho Tedersoo, PhD

Mohammad Bahram, PhD

Tartu 2013

Sisukord:

1. Sissejuhatus	4
2. Ektomükoriisa ja tema levik maailmas	8
2.1. Ektomükoriisa tunnused	9
2.2. Ektomükoriisa funktsioon	10
3. Sugukonna pajulised (<i>Salicaceae</i>) iseloomustus	12
3.1. Perekond paju (<i>Salix</i>)	12
3.1.1. Pajud ja mükoriisa	15
3.2. Perekond pappel (<i>Populus</i>)	17
3.2.1. Pappel ja mükoriisa.....	17
3.3. Pajuliste ja mükoriisa roll suktsessioonis.....	18
4. Materjal ja meetodika	20
4.1. Proovide kogumine.....	20
4.2. Proovide analüüs	21
4.2.1. Molekulaarsed meetodid.....	22
4.3. Mulla orgaanika ja reaktsiooni määramine	24
4.4. Andmete statistiline analüüs.....	25
5. Tulemused	27
5.1. Ektomükoriisete juuretippude morfotüübid	27
5.2. Juurte kolonisatsioon	27
5.2.1. Kolonisatsiooni mõjutavad tegurid	28
5.3. Liigiline mitmekesisus	29
5.3.1. Liigirikkust mõjutavad tegurid	31
5.4. Pajude ektomükoriisa kolonisatsioon ja liigirikkus.....	32
5.4.1. Seenekoosluse struktuur	33
6. Arutelu	35

6.1. Juurte ektomükoriisne kolonisatsioon	35
6.2. Pajuliste ektomükoriisaseente liigirikkus	37
6.3. Mulla omaduste mõju pajuliste ektomükoriisale.....	40
6.4. Peremeestaimede fülogeneetilised seosed	43
7. Kokkuvõte	45
8. Summary	47
9. Tänuavaldused.....	49
10. Kasutatud kirjandus.....	50
11. Lisad.....	67
Lisa 1. Seeneliikide leidumine ja määramine.....	67
Lisa 2. Proovialade andmed	77
Lisa 3. Pildid ektomükoriisadest	79

1. Sissejuhatus

Ektomükoriisa (EM) on maailmas üheks tähtsamaks mükoriisatüübiks. Enamik taimeliike on spetsialiseerunud ühte tüüpi mükoriisale, aga pajulised on tuntud oma võime poolest moodustada nii (vesikulaar)arbuskulaarset (AM) kui ka ektomükoriisat (Lodge 1989; Dhillion 1994; Van der Heijden ja Vosátka 1999; Van der Heijden 2001; Khasa *et al.* 2002; Hashimoto ja Higuchi 2003; Trowbridge ja Jumpponen 2004; Kittel 2007; Smith ja Read 2008; Sumorok *et al.* 2008). Arbuskulaarne mükoriisa on eelkõige oluline noortele taimedele. Aegamööda asenduvad AM poolt koloniseeritud juured ektomükoriisaga (Lodge ja Wentworth 1990; Khasa *et al.* 2002; Beauchamp *et al.* 2006; Kittel 2007). Kui juuretipp on kaetud ektomükoriisa mantliga, siis arbuskulaarmükoriissed seemned ei saa enam neid noori juuretippe koloniseerida. Kuna ektomükoriisa seenehüüfid on epidermaalses rakukihis saavad AM seemned jääda esikoore rakkudesse (Chilvers 1987).

Perekonna pappel (*Populus* L.) esindajaid kohtab meil kõrgete haavikute või tänavaid ääristavate paplialleede näol. Paju (*Salix* L.) aga eelkõige pea kõikjal veekogude kallastel kasvava pajuvõsana, mis moodustab tihti kõrge ja läbipääsmatu tihniku. Tänu oma kiirele kasvule ning häiringute taluvusele on pajudel tähtis osa sekundaarses suktsessioonis (Kuzovkina ja Quigley 2005).

Pajulised on (*Salicaceae* Mirbel) laialt levinud pea kogu maailmas (Kuzovkina ja Quigley 2005; Judd *et al.* 2008). Nende edukuse taga seisavad kindlasti ka mükoriisaseened, kuna võimaldavad oligotroofsetes ja keerulistes keskkonnatingimustes toitaineid hankida (Kuzovkina ja Quigley 2005). Pajud ja

paplid omavad suurt rolli seisvaid ja vooluveekogusid ääristavates kooslustes (Schnitzler 1997; Paradi ja Baar 2006). Sellised pajuliste (ekto)mükoriisaseente koosluseid on siiski küllaltki vähe uuritud (Thormann *et al.* 1999; Hashimoto ja Higuchi 2003; Beauchamp *et al.* 2006; Paradi ja Baar 2006; Sumorok *et al.* 2008; Becerra *et al.* 2009). Liigniisketes muldades nii üleujutuste tingimustes kui püsivamatel märgaladel võib tekkida madalate lahustunud hapniku kontsentratsioonide tõttu hapnikuvaegus. Kuna EM seened on aeroobsed organismid ning ka peremeestaimed vajavad hapnikku, siis on mükoriisamoodustumine sellistes kasvukohtades pärsitud (Lodge 1989). Ektomükoriisaseened koloniseerivad eelkõige niiskemaid, kuid kiiresti kuivavaid muldi, aga AM seened meelsamini üleujutatud ning väga kuivi muldi (Lodge 1989).

Kasvavad fossiilsete kütuste hinnad ja energiavajadus ning eesmärk suurendada biokütuste osakaalu energiatarbimises on nõudlust puidu järgi oluliselt tõstnud. Lühiealine metsandus (ingl. k. *Short Rotation Forestry*, edaspidi energiavõsa), meil tuntud energiavõsa nime all (kasvuvormist tingitud nimi), muutub seega järjest populaarsemaks (Aronsson ja Perttu 2001). Pajuliste kiire vegetatiivne paljunemine ning juurdekasv annab eelkõige kloonide näol aegsasti piisavalt palju uurimismaterjali nii labori- kui ka välikatseteks. Seetõttu kasutatakse nii energiakultuuridena kui ka uurimismaterjalina põhiliselt kiirekasvulisi paju- ja haavaliike ja nende hübriide (Baum *et al.* 2002). Kuna EM võib pajude biomassi olulisel määral tõsta (Van der Heijden 2001; Baum *et al.* 2009) on mitmetes ilmunud artiklites uuritud energiavõsa mükoriisakooslusi (Baum *et al.* 2002; Hryniewicz *et al.* 2010; Hryniewicz *et al.* 2012). Ka Eestis on taolisi katseid läbi viidud (Pütsepp *et al.* 2004).

Seoses keskkonna saastekoormuse suurenemisega kasvab ka huvi pajuliste (eduka) kasutamise vastu bioremediatsioonis. AM seened näiteks suurendavad fosfori sidumist keskkonnast ning tõstavad taimede fosfori kasutamise efektiivsust; seega mükoriisaseened võimaldavad tõsta fütoremediatsiooni tõhusust (Fillion *et al.* 2011). Pajud suudavad kasvada ka raskemetallidega saastunud mullas ning olenemata suurtest kogustest akumulbeerunud

raskemetallidest puuduvad neil stressi ilmingud. Saastunud mullas kasvanud pajude fotosünteesiliste pigmentide kontsentratsioon ei erine oluliselt minimaalse saastekoormusega mullas kasvanute omast (Regvar *et al.* 2010). Seepärast on ilmunud mitmeid artikleid pajuliste ning nendega seotud mükoriisaseente toimetulekust erineva saastetaseme ja toitainetesisaldusega muldades (Hryniewicz *et al.* 2008; Krapta *et al.* 2008; Regvar *et al.* 2010; Mrnka *et al.* 2012). Raagremmelgas (*Salix caprea* L.) on raskemetallide suhtes üheks kõige tolerantsemaks liigiks, kes kasvab edukalt ka endiste kaevanduste aladel. Raagremmelgas valitakse tihti ka uurimisobjektiks saastunud muldade puhul (Hryniewicz *et al.* 2008; Regvar *et al.* 2010). Mitme töö raames on püütud välja selgitada kumb mükoriisatüüp (pajuliste võime tõttu moodustada mitut tüüpi mükoriisat) võiks (keskkonnatingimustest sõltuvalt) taimele kasulikumaks osutada (Lodge 1989; Van der Heijden 2001; Van der Heijden ja Kuyper 2001).

Looduslikest kooslustest on enim tähelepanu pälvinud alpiinses vööndis ja arktilises tundras kasvate madalate põõsaspajude mükoriisad (Dhillion 1994; Trowbridge ja Jumpponen 2004; Cripps ja Eddington 2005; Fujiyoshi *et al.* 2011; Ryberg *et al.* 2011). Samuti on käsitletud vulkaanilise piirkonna primaarsuktsessioonilisi ektomükoriisasid (Nara *et al.* 2003a, 2003b; Nara 2006a, 2006b; Obase *et al.* 2007). Enamus nendest töödest hõlmab poti- või välikatseid pistikutega ning selle raames uuritakse kindlaksmääratud keskkonnatingumuste (mulla omaduste) mõju üksikutele liikidele ja kloonidele. Leidub vähe töid, kuhu oleksid kaasatud üle kümne liigi mõlemast sugukonnast ja erinevaid looduslike kooslusi. Näiteks Dhillion (1994) uuris boreaalsest metsast kuni alpiinse vööndini kasvava üheksa pajuliigi AM ja EM liigirikkust ning ka endofüütide esinemist.

Arvatakse, et EM kolonisatsioon on määratud suuresti puu liigi poolt. Kuid keskkonnatingimused, nagu mulla omadused, mõjutavad samuti EM moodustumist ja arengut (Pütsepp *et al.* 2004; Smith ja Read 2008). Eelkõige mulla toitainete sisaldus ja pH väärtus võivad olulisel määral ektomükoriisset kolonisatsiooni mõjutada (Jones *et al.* 1990; Baum *et al.* 2002; Van der Heijden ja Vosatka 1999; Smith ja Read 2008). Mulla omaduste ja genotüübi mõju

mükoriisale on uuritud näiteks paplite puhul (Gehring *et al.* 2006; Karlinski *et al.* 2010).

Käesolev magistritöö püüab anda ülevaate pajulistega seotud ektomükoriisaseentest ning neid mõjutavatest mulla omadustest. Peamine huvi on veerežiimil ehk kasvukoha perioodilisel üleujutusel EM-le, kuna selliseid häiringuid ei suuda paljud liigid taluda (Parádi ja Baar 2006). Valimisse võeti mitmetest liikidest pajusid ja pappleid erinevatest kooslustest, mis erinesid nii mulla omadustelt kui ka veerežiimilt.

Käesoleva magistritöö eesmärgid on järgmised:

- anda ülevaade Eestis kasvavate pajudega seotud ektomükoriisakooslustest ja liigirikkusest.
- võrrelda pajude ja Eestis kasvavate paplite ektomükoriisset kolonisatsiooni ja liigirikkust.
- tuvastada, kas liigniisketes tingimustes kaotavad pajud ektomükoriisuse?
- kas mulla veerežiimil on mõju pajuliste ektomükoriisale: kolonisatsioonile ja liigilisele mitmekesisusele?
- kas pajuliste ektomükoriisat mõjutavad ka teised mulla omadused nagu pH, lõimis (mulla osakesed) ja mulla orgaanilise aine sisaldus?
- kas puu kasvuvorm võiks avaldada mõju pajuliste EM seenekooslusele?
- kas fülogeneetiline ja ruumiline distant on olulised pajuliste EM seenekooslusele?

Saadud tulemused täiendavad loodetavasti suhteliselt väheseid andmeid pajuliste ektomükoriisaseente kooslustest looduslikes kooslustes. Annavad ülevaate Eestis kasvavate pajulistega seonduvate sümbiontsete seente liigirikkusest ning seda mõjutavatest teguritest.

2. Ektomükoriisa ja tema levik maailmas

Mükoriisa ja ektomükoriisne sümbioos kirjeldati ning defineeriti esmakordselt saksa teadlase Albert Franki poolt 1880-ndatel (Tedersoo *et al.* 2010). Mükoriisa kui vastastikku kasulik ehk mutualistlik sümbioos taimejuure ja seene vahel. Ektomükoriisne eluviis on tõestatud 162 seene perekonnas ning on evolutsioonis tekkinud iseseisvalt vähemalt 66 korral. Mükoriisaseente eelkäijateks peetakse põhiliselt huumuse- ja mullasaproobe (Malloch 1987; Tedersoo *et al.* 2010).

Ökoloogiliste ja taksonoomiliste uurimuste põhjal hinnatakse, et 86% maismaataimedest on mükoriissed (Brundrett 2009). Mükoriisestest taimeliikidest, mida on hinnanguliselt 200 000-400 000, hõlmab ektomükoriisa vaid 2% (Scotland ja Wortley 2003; Brundrett 2009). Ektomükoriisat moodustab ligikaudu 6000 taimeliiki 145 perekonnast ja 26 sugukonnast; nendest umbes 5600 on õistaimed ja 285 paljasseemnetaimed liiki (Brundrett 2009). Maailmas hinnatakse Rinaldi *et al.* (2008) andmetel ektomükoriisete seeneliikide arvuks 20 000- 25 000 liiki, mis moodustab hinnangulise seeneliikide koguarvu seast (1,5 miljonit) tühised 0,5-0,7 % (Hawksworth 2001). Asjaolu, et seened koosnevad pehmetest kudedest pole neid kivististes eriti säilinud. Esimesed fossiilsed leiud pärinevad 50 miljoni aasta tagusest ajast ühelt männiliigilt, mille tegelik vanus arvatakse olevat umbes 130-135 miljonit aastat (Wang ja Qiu 2006; Smith ja Read 2008). Vanimad pajuliste fossiilide (*Pseudosalix*) vanust hinnatakse vähemalt 48 miljonile aastale (Bell *et al.* 2010).

Põhilisteks peremeestaimedeks on sellised ökoloogiliselt ja majanduslikult tähtsate sugukondade nagu männilised (*Pinaceae*), pöögilised (*Fagaceae*), lõunapöögilised (*Nothofagaceae*), pärnalised (*Tiliaceae*), kaselised (*Betulaceae*),

mürdilised (*Myrtaceae*), kaksiktiibviljalised (*Dipterocarpaceae*) ja tsesalpiinilised (*Caesalpiniaceae*) esindajad (Wang ja Qiu 2006; Brundrett 2009). Pajulised (*Salicaceae*), roosõielised (*Rosaceae*) ja perekond lepp (*Alnus*) moodustavad lisaks ektomükoriisale ka arbuskulaarset mükoriisat. Enamik nendest puuliikidest võivad seonduda sadade seeneliikidega. Üksikud perekonnad on spetsiifilisemad (näiteks *Alnus*). Seentest on mõned liigid võimelised sümbioosi moodustama kõikide ektomükoriisat moodustavate taimedega, teised ainult üksikute taimeperekondade või liikidega. Kõik nimetatud sugukondadesse kuuluvad liigid on olulisteks metsamaade või metsade kujundajateks. Sageli on nad dominandid põhjapoolkera boreaalsetes, vahemerelistes ja parasvöötme metsades (Smith ja Read 2008). Lisaks moodustavad EM veel ka näiteks neotroopikas (Lõuna- ja Kesk-Ameerikas) ja troopilistes vihmametsades (Aafrikas, Indias, Indo-Malaisias ja Austraalias) olulistest taimesugukondadest nagu vastaklehikulised (*Gnetaceae*), kirburohulised (*Polygonaceae*), liblikõileised (*Fabaceae*) ja imelillelised (*Nyctaginaceae*) pärit puittaimedega (Alexander ja Lee 2005; Moyersoen 2012). Ektomükoriisaseened kuuluvad peamiselt kandseente (*Basidiomycota*) aga vahel, ka kottseente (*Ascomycota*) ning harva ikkeseente (*Zygomycetes*) hõimkonda. Kõige enam pärineb ektomükoriisaseeni seltsidest *Pezizales*, *Agaricales*, *Helotiales*, *Boletales* ja *Cantharellales* (Rinaldi *et al.* 2008; Tedersoo *et al.* 2010). Erinevalt teistest mükoriisatüüpidest paljunevad enamik ektomükoriisaseeni sugulisel teel ja moodustavad tihti makroskoopilisi (silma nähtavaid) viljakehi (Brundrett 2004).

2.1. Ektomükoriisa tunnused

Ektomükoriisa peamiseks tunnusteks on seene ja taime poolt moodustatud ühisorganid. Nendeks on seenmantel ümber taime juurte, ekstramatrikaalne mütseel ja juurerakkude vahel paiknev tihe diferentseerunud seenehüüfide kogumik ehk Hartigi võrgustik. Oluline erinevus teistest mükoriisatüüpidest on see, et seenehüüfid ei tungi juurerakkudesse sisse, vaid jäävad nende vahele

(Wang ja Qiu 2006). Sümbioosi põhiorganid jäävad liigiti oma olemuselt samaks; varieeruvad kudede värv, suurus, tihedus ja vorm.

Enamasti võib seenmantlit, mis eristab taimejuure pinna ümbritsevast keskkonnast, ka palja silmaga näha (Tagu *et al.* 2002). Mantli iseloomulik värvus, morfoloogia ning struktuur on abiks liikide ja morfotüüpide määramisel (Smith ja Read 2008). Seenmantel kujutab endast paksu seenehüüfidest kihti ümber taime juurte, mis talitlevad nii vahelao, kui ka kontrollkeskusena mullas paikneva seeneniidistiku ning Hartigi võrgustiku vahel. Sinna salvestuvad toitained, mis liiguvad läbi võrgustiku taime ja vahendatakse süsivesikuid taimest niidistikku (Nehls *et al.* 2007).

Mantlist saab alguse ka juureväline tugevalt harunev ja laiuv seeneniidistik ülesandega mullast toitaineid ning vett ammutada. Nende ammendumisel saab juurest kaugemale kasvada ning uusi toitainete ja vee varusid otsida. Juurevälisest mütseelist moodustuvad näiteks seene viljakehad, lisaks ka hüüfimatid toitaineterikastes kohtades (Tagu *et al.* 2002).

Mullas paikneb ektomükoriisa tavaliselt mulla pindmistes kihtides, eriti aga toitainete-rikas kõdukihis (Read 1991). Saprotroofsed seened asuvad peamiselt alla nelja aasta vanuses varisekihis ja EM seened nendest allpool rohkem lagunenud kõdus ja huumuses (Lindahl *et al.* 2007). Taime juure kasvades kasvab ka seeneniidistik temaga kaasa, seega ektomükoriisa uueneb juure tipu suunas. Ektomükoriisete juurte eluiga on küllaltki pikk, ulatudes ühest kuust kuue aastani (Smith ja Read 2008).

2.2. Ektomükoriisa funktsioon

Ektomükoriisa ülesandeks on parandada taime toitainete kättesaadavust. Kuid lisaks suurendab EM ka taimede põuataluvust ning akumulereib saastunud mullast raskemetalle. Kõige olulisemaks (limiteerivaks) toitaineks mullas peetakse fosforit (P), mis on väheliikuv ning taimedel (puudel) on raskusi orgaanilistest

ühenditest toitainete kättesaamisega. Lämmastik (N) on teiseks väga tähtsaks elemendiks, mida vajatakse suures koguses. Seened on võimelised omastama nii orgaanilist kui ka mineraalset lämmastikku (Richard *et al.* 2005; Smith ja Read 2008). Peale makroelementide on taimedele eluliselt olulised mikroelemendid nagu kaalium (K), magneesium (Mg), kaltsium (Ca) jt., mille hankimisel seensümbiont mängib olulist rolli (Smith ja Read 2008).

Varem arvati (Brundrett 2004), et osa ektomükoriisaseeni on säilitanud evolutsiooniliselt mõningal määral saprotroofilised võimed ning suudavad raskel perioodil nii ennast kui ka taimsümbionti süsiniku ja toitainetega varustada. Tänapäevaste saprotroofide ja EM seente genoomide võrdlemisel aga ilmnesid erinevused peamiselt piirkondades, mis kontrollivad toitainete kasutamist ja transporti ning soosivad ektomükoriisa puhul mutualistlikku eluviisi (Plett ja Martin 2011). Kuid *Tricholoma matsutake* (S. Ito & S. Imai) Singer. (männiheinik) puhul leiti, et liik on võimeline kasutama hemitselluloosi ainsa süsinikuallikana. Kuigi seen elab peamiselt EM sümbiondina peaks ta olema võimeline toituma ka saprotroofina (Vaario *et al.* 2012).

Seened saavad taimelt umbes 30% fotosünteesi produktidest, nendeks süsinikühenditeks on näiteks lahustuvad suhkrud, karboksüülhapped ja aminohapped (Nehls *et al.* 2007). Enamus ektomükoriisseid seeni on generalistid ning nad võivad mutualistlikes suhetes olla eri liiki taimedega. Mükoriisad, mis ühendavad eriliigiliste taimede juuri, moodustavad mükoriisavõrgustikke (Richard *et al.* 2005). Võrgustike kaudu võivad toimuda taimedevahelised toitainete ülekanded. Seente kõrge liigiline mitmekesisus on kujunenud tänu mullaomaduste suurele varieerumisele ning aitab tagada ökosüsteemide stabiilsuse. Sümbiootilise kooselu tulemusena suudavad nii taim-, kui ka seensümbiont asustada elupaiku, mida nad üksi poleks võimelised tegema (Courty *et al.* 2010).

3. Sugukonna pajulised (*Salicaceae*) iseloomustus

Pajulised (*Salicaceae*) on sugukond õistaimi, mis kuulub kaheidulehelistele seltsi malpiigialaadsed (*Malpighiales*). Sugukond pajulised *s.l.* sisaldab 58 perekonda ja ligikaudu 1210 liiki. Sugukonna suurimaks on nimiperekond paju (*Salix* L.) hinnanguliselt 450 liigiga (APG II 2003; Judd *et al.* 2008). Kõige rohkem (275) leidub pajuliike Hiinas (Fang *et al.* 1999). Pajuliste hulka kuuluvad kiirekasvulised puud ja põõsad, mida leidub põhiliselt parasvöötmes, aga ka troopikas ning arktilistes regioonides. Neid iseloomustavad vahelduvad lihtlehed, mille ääred võivad olla hambulised ning näärmelised (Judd *et al.* 2008).

Sõsar perekonnad paju (*Salix*) ja pappel (*Populus*) lahkesid 60-65 miljonit aastat tagasi (Tuskan *et al.* 2006). Fülogeneetilised suhted sugukonnas on veel segased. Molekulaarsete andmete põhjal on selge, et perekonnad paju ja pappel moodustavad koos monofüleetilise rühma (Chase *et al.* 2002).

Pajuliste sugukonna mükoriissust võib iseloomustada järgmiselt: 15% AM, 49% EM, 34% AM+EM ja 2% ektendomükoriisne (Wang ja Qiu 2006). Paju (sh. perekond *Chosenia*) ja pappel on ainukesed perekonnad pajuliste sugukonnast, kes moodustavad ektomükoriisat (Wang ja Qiu 2006; Smith ja Read 2008; Brundrett 2009).

3.1. Perekond paju (*Salix*)

Pajud on kiirekasvulised puuliigid ning on nii primaarses (Nara *et al.* 2003a, 2003b; Nara 2006a, 2006b; Obase *et al.* 2007) kui ka sekundaarses suksessioonis

esmasel ektomükoriissed puittaimedest asustajad (Kuzovkina ja Quigley 2005). Peamiselt kasvavad parasvöötme niisketes kasvukohtades. Pajud on kahekojalised tuul- ja putuktolmlejad puud ja põõsad. Varakevadel õitsevad liigid on tuultolmlejad (kuna tolmeldajad puuduvad), ent suve algul õitsevad pajud on putuktolmlejad. Perekonna iseloomulikeks tunnusteks on kaenlapungad, mis on kaetud kokkukasvanud soomustega. Lehed on sulgroogsed lihtlehed üsna lühikese rootsuga ja asetsevad okstel spiraalselt. Pajudel esinevad ka abilehed, mis varisevad harilikult varakult. Külüngadest arenevad püstised või rippuvad õisikud ehk urvad. Õitsemine toimub enne või samal ajal lehistumisega. Viljaks on kupar, kus asuvad arvukad väikesed lendkarvadega seemned (Krall ja Viljasoo 1965). Tänu oma redutseerunud õie ehitusele ei paku need pajude süstemaatiliseks uurimusteks olulisi morfoloogilisi tunnuseid (Azuma *et al.* 2000).

Pajud varieeruvad kasvukujult: roomavatest kääbuspõõsastest suurte puudeni. Väga sageli moodustavad nad jõgede ja järvede kallastel kõrgetest põõsastest või põõsaspuudest tihnikuid. Looduslike kasvukohtade järgi jaotavad Heljo Krall ja Linda Viljasoo (1965) Eestis esinevad pajuliigid nelja rühma: 1) jõgede ja järvede kallastel, 2) soodes ja soometsades, 3) aruniitudel ja –metsades ning kraavikallastel, 4) liivikutel ja luiteliivadel kasvavad pajud. Valdavalt on pajud hästi kohastunud anoksilistele tingimustele (Aronsson ja Perttu 2001). Osa liike eelistab arvatavasti kasvamiseks orgaanilisele kasvusubstraadile mineraalmulda (Kuzovkina ja Quigley 2005).

Pajude näol on tegemist taksonoomiliselt ning fülogeneetiliselt keerulise perekonnaga. Kuna pajud annavad kergesti liikidevahelisi hübriide, siis muudab see liikide piirid ebaselgeks ja toob kaasa ka perekonnasiseseid fülogeneetilisi vastuolusid. Lisaks esineb paljudel liikidel genotüübilist polümorfismi (polüploidisust) ning fenotüübilisi variatsioone (vorme ja vahepealseid tunnuseid) (Skvortsov 1999; Chen *et al.* 2010; Hardig *et al.* 2010). Pajude morfoloogilised tunnused on plastilised ning suuresti ökoloogiast, keskkonnatingimustest ja aastaajast sõltuvad (Maassoumi 2009).

Pajude perekonna jaotust alamperekondadeks on käsitletud erinevate autorite poolt vastandlikult ning see sõltub eelkõige piirkonnast, kus uurija poolt käsitletud pajud kasvavad. Näiteks Skvortsov (1999) jaotab endise Nõukogude Liidu territooriumil kasvavad pajuliigid kolme alamperekonda *Salix*, *Vetrix* (sün. *Caprisalix*) ja *Chamaetia*. Argus (2007) leiab et, Põhja-Ameerika ja Põhja-Mehhiko pajud jagunevad viide alamperekonda (*Protitea*, *Salix*, *Longifoliae*, *Chamaetia* ja *Vetrix*). Oashi (2000) liigitas Jaapani pajud aga nelja alamperekonda *Salix*, *Chamaetia*, *Vetrix* ja *Urbanianae*. Nende erivate käsitletute liikide jaotus alamperekondadesse *Salix* ja *Vetrix* suuresti kattuvad, erinevused seisnevad põhiliselt alamperekondades asuvate liikide sektsioonidesse jaotamises.

Molekulaarsete andmete (s.h. kloroplasti geenid) põhjal tehtud fülogeneetilised analüüsid näitavad, et perekond *Salix* moodustab monofüleetilise rühma, kuhu kuuluvad ka perekonnad *Chosenia* ja *Toisusu* (Azuma *et al.* 2000; Chen *et al.* 2010; Hardig *et al.* 2010). Arvatakse, et pajud (*Salix*) pärinevad soojast lõunapoolkera subtroopikast ja parasvöötmet, eelkõige Lõuna-Ameerikast ning laienesid sealt külmematesse regioonidesse Euraasiasse ja Põhja-Ameerikasse (Skvortsov 1999; Ohashi 2000; Abdollahzadeh *et al.* 2011). Alamperekonna *Salix* kohta aga võib oletada laialdasemat levikut peamiselt põhjapoolkera kaudu (Chen *et al.* 2010)

Eestis kasvab 21 liiki ja 2 alamliiki pajusid, mis kuuluvad põhiliselt kahte alamperekonda *Salix* ja *Vetrix/Caprisalix* (Leht *et al.* 2007). Erandiks on mustikpaju (*Salix myrtilloides* L.), kes on ainsana alamperekonnast *Chamaetia* (Reier 2006). Aluseks on Skvortsovi (1999) klassifikatsioon, kes jaotas pajud kolme alamperekonda: *Salix*, *Vetrix* ja *Chamaetia*. Skvortsovi (1999) klassifikatsiooni järgib ka antud töö. Molekulaarsete andmete põhjal koostatud fülogeneesipuude järgi jaguneb perekond *Salix* kahte klaadi (Azuma *et al.* 2000; Chen *et al.* 2010; Hardig *et al.* 2010) ning traditsiooniliselt morfoloogiliste tunnuste alusel jaotatud alamperekonnad peale *Longifoliae* ei ole monofüleetilised (Azuma *et al.* 2000; Chen *et al.* 2010; Hardig *et al.* 2010; Abdollahzadeh *et al.* 2011). Lisaks on täheldatud vesipaju (*Salix triandra* L.) paiknemist omaette rühmana (Chen *et al.* 2010; Abdollahzadeh *et al.* 2011) ning et tšiili remmelgas

(*S. humboldtiana* Willd.) on sõsartakson ülejäänud pajudele (Abdollahzadeh *et al.* 2011).

3.1.1. Pajud ja mükoriisa

Enamik pajuliike on ektomükoriissed, aga paljud liigid moodustavad lisaks ka arbuskulaarmükoriisat (Wang ja Qiu 2006). Valdav osa töödest uurib siiski AM või EM eraldi (Wang ja Qiu 2006). Suurema osa juurtest koloniseerivad EM seened ning AM osakaal ei ole suurel osal juhtudest suurem kui 10% või jääb isegi alla selle (Van der Heijden ja Vosatka 1999; Van der Heijden 2001; Trowbridge ja Jumpponen 2004). Arbuskulaarmükoriisa eeliseks on taime kiire fosforiga varustamine ja ektomükoriisaseened võimaldavad orgaanilistest lämmastikühenditest toitaineid kätte saada (Lodge 1989; Van der Heijden ja Kuyper 2003).

Kuigi valdavalt on pajude seensümbiondid generalistid (Nara 2006b), leidub ka pajulistele spetsiifilisemaid liike. *Cortinarius pauperculus* J. Favre on seotud ainult perekonna paju liikidega esinedes nii arktilistes-alpiinsetes ökosüsteemides ning ranniku luidetel (Arnolds and Kuyper 1995). *C. trivialis* J. Lange (rõngasjalg-vöödik) assotseerub nii pajude, paplite kui ka tammedega (Aanen ja Kuyper 1999). *Lactarius controversus* (Pers.:Fr.) (roosa riisikas) on sage sümbiont paplitel ning ka hanepajul (Van der Heijden ja Kuyper 2003). *Paxillus validus* Ch. Hahn Fr. eelistab kasvada koos nii pärnadega kui ka pajulistega (Hahn ja Agerer 1999). Tihti on pajude ja ka paplitega seotud just perekonna *Hebeloma* liigid (Boyle *et al.* 2006). Ka viljakehi moodustavad enamjaolt *Hebeloma* liigid (Parádi ja Baar 2006; Sumorok *et al.* 2008; Regvar *et al.* 2010). Näiteks Van der Heijden *et al.* (1999) leidsid hanepaju alt koguni 78 liigi ektomükoriisaseente viljakehi. Ja Nara *et al.* (2003) Mount Fuji vulkaanilist kõrbe koloniseeriva pajuga (*Salix reinii* Fr. & Sav.) 23 liigist EM seente viljakehi.

Ektomükoriisete suhete puhul peadib kolonisatsioon seene poolt tavaliselt peenjuurte tippudega (Smith ja Read 2008). Pajude puhul võib aga täheldada kolonisatsiooni ka eemal juuretippudest, puitumata teist ja kolmandat järku

peenjuurtel (Jones *et al.* 1990; Van der Heijden ja Vosatka 1999). Pajudega seotud ektomükoriisete seente ekstramatrikaalne mütseel kasvab puhaskultuuris keskmiselt 3 mm ööpäevas (Jones *et al.* 1990). Pärast 12 nädalat savises, väetatud ja steriliseeritud madala pH (5,2) väärtusega mullas kasvamist oli vitspaju (*S. viminalis* L.) pistikutel ekstramatrikaalse mütseeli pikkus *Laccaria proxima* (Boud.) Pat. (hiidrupik) puhul 289 meetrit/meetri juure kohta ja liigil *Thelephora terrestris* Ehrh. (harilik lehternahkis) 303m/m (Jones *et al.* 1990). Kasvuperioodi alguses võivad taimed maa-alustesse organitesse 2,5 korda rohkem süsinikku eraldada ja saada kolm korda rohkem fosforit, kui nende mittemükorriissed liigikaaslased (mükoriisa moodutamise tulu ja kulu). Seega on C kulu säilitamiseks toitaineid imavaid struktuure kasvu alguses kõige väiksem (Jones *et al.* 1991).

Peale AM ja EM seente on taimede juured koloniseeritud ka juure-endofüütide poolt. Kirjanduses tuntud kui melaniseeritud rakukestaga (tumedad) ning rakuvaheseintega juure-endofüüdid (inglise k. *dark septate endophytes* ehk DSE) on koniide moodustavad või steriilsed kottseened. Tegemist on ökoloogiliselt ja funktsionaalselt väga mitmekesise seenerühmaga, mida leidub kõikides maismaa bioomides. Nende peremeestaimi on leitud nii mükoriisamoodustajate kui ka mittemükoriisete taimede hulgast. Pajuliste juurtest on leitud 16 DSE liiki (Jumpponen ja Trappe 1998).

Pajud on orhidoidse mükoriisa abil seotud ka müko-heterotroofsete orhideedega. Kõdukoralljuur (*Corallorhiza trifida* Châtel.) näiteks omastab hanepajult (*Salix repens*) ühise seeneniidistiku kaudu süsinikku kasutades selleks sugukonna *Thelephoraceae* esindajaid (McKendrik *et al.* 2000a,b). Seenlill (*Monotropa hypopitys* L.) hangib ka kõik toitained mükoriisa kaudu. Autotroofideks antud assotsatsioonides on muude metsapuude hulgas ka hanepaju ja raagremmelgas (*Salix caprea* L.) ning seensümbiondiks pajudel esinevad ektomükoriissed heinikuliigid (*Tricholoma* spp.) (McKendrik *et al.* 2000a).

3.2. Perekond pappel (*Populus*)

Perekond pappel (*Populus*) on sugukonna üks väikseim perekond 35 kiirekasvulise puuliigiga. Paplid on evolutsioonis kaotanud kahesugulised õied ning tolmlevad tuule abil. Nende õied on koondunud rippuvatesse urbadesse, mis ilmuvad varakevadel enne lehistumist. Viljaks on kupar, kus asuvad arvukad väikesed lendkarvadega seemned, mis levivad tuule ja vee abil (Judd *et al.* 2008). Eestis kasvab looduslikult üks liik – harilik haab (*Populus tremula* L.). Põhiliselt nelja liiki kasvatatakse kultuuris: hõbepappel ehk hõbehaab (*P. alba* L.), palsamipappel (*P. balsamifera* L.), berliini pappel (*P. x berolinensis* C. Koch) ja lõhnav pappel (*P. suaveolens* Fisch) (Leht *et al.* 2007). Paplitelt saadakse puitu ja biomassi nii paberitööstuse kui ka energia tarbeks ning neid kasutatakse kõrghaljastuses (Judd *et al.* 2008).

3.2.1. Pappel ja mükoriisa

Paplite ektomükoriisa eripäraks on Hartigi võrgustiku struktuur. Enamikel katteseemnetaimedel on epidermaalne Hartigi võrgustik – seenehüüfid tungivad juure rakkude vahele ainult epidermaalses rakukihis. Epidermaalse võrgustiku puhul eristatakse kahte tüüpi: 1) enamlevinud para-epidermaalne tüüp, kus epidermi rakk on osaliselt ümbritsetud seenehüüfidest ja 2) peri-epidermaalne tüüp, mille korral on epidermi rakk tervenisti seenehüüfidest ümbritsetud. Hariliku haava (*P. tremuloides*) puhul leidsid Godbout ja Fortin (1985), et teatud keskkonnatingimustel ning vanuse kasvades võib para-epidermaalsest Hartigi võrgustikust areneda peri-epidermaalne. Paljasseemnetaimedel aga ulatub Hartigi võrgustik epidermisest kaugemale ning hüüfid ümbritsevad rakke isegi mõnes esikoore rakukihis. Sellist esikoore rakkudesse ulatuvat võrgu tüüpi on aeg- ajalt

leitud ka paplitelt, mis aga tavaliselt ei tungi nii sügavate rakukihtideni. Ka pajudelt on leitud mõlemat tüüpi Hartigi võrgustikku (Becerra *et al.* 2009).

Kõik paplid ei pruugi mükoriisaseente kolonisatsioonile positiivselt reageerida. Näiteks Fremonti papli (*P. fremontii* S. Wats) seemikutel ei esinenud positiivset juurdekasvu ega elumuse suurenemist. Sealjuures AM kolonisatsioon (57%) oli tunduvalt kõrgem kui EM (13,5%) (Beauchamp *et al.* 2005). Paplite kolonisatsioon AM seente poolt on tavaliselt kõrgem kui pajude – üle 20% (Khasa *et al.* 2002; Gehring *et al.* 2006).

3.3. Pajuliste ja mükoriisa roll suksessioonis

Primaarset suksessiooni, saab tänapäeval jälgida veel vulkaanilistes piirkondades ja liustike sulamisel vabanenud maal. Üheks selliseks näiteks on Mount Fuji Jaapanis, mille 1500-1600m kõrguseid nõlvu katab kuni kümne meetri paksune vulkaanilise tuha kiht. Nõlvu katab hajus taimeistik, kus põõsaspaju (*Salix reinii*) on ektomükoriisne pioneerliik. Esimesteks juurte koloniseerijateks antud piirkonnas on *Laccaria laccata* (Scop.) Cooke (lakkrupik), *L. amethystina* (Cooke Rea) (ametüstrupik) ja *Inocybe lacera* (Fr.) P. Kumm. (liiv-narmasnutt), kellele lisanduvad hiljem liigid perekondadest *Hebeloma* (Fr.) P. Kumm. (hebel), *Cortinarius* (Pers.) Gray (vöödik) ja *Russula* Pers. (pilvik). Tähelepanuväärne on asjaolu, et siin ei toimunud EM seeneliikide asendumist teistega ega kadumist nagu see toimub sekundaarse suksessiooni puhul. Ilma mükoriisata taimed aga ei suuda rasketele oludele (talv) vastu pidada (Nara *et al.* 2003a). Taimede biomassi, lämmastiku ja fosfori sisaldust tõstavad vulkaanilises piirkonnas kõige efektiivsemalt *I. lacera*, *H. leucosarx* ja *Russula sororia* Fr. (Nara 2006a).

Paplite ja pajude plastiline omadus moodustada nii AM kui ka EM võimaldab neil olla esimesi puuliike, kes ilmuvad AM kõrrelistest ja rohunditest koosnevatesse kooslustesse ning püsida seal ka siis, kui enamik lämmastikust mullas on orgaanilises vormis või ammooniumioonina (Smith ja Read 2008). Tänu kaksik-

mükoriissusele on hanepaju (*S. repens*) võimeline asustama aluselisi luiteid ning oma varisega mulda happelisemaks muutes ning suksessiooniprotsesse kiirendades soodustama (uute) EM liikide kasvamist ja lisandumist (Van der Heijden 2001).

4. Materjal ja metoodika

4.1. Proovide kogumine

Antud töös kasutatud proovid koguti üle Eesti, hõlmates nii Lõuna-, Kesk- kui ka Lääne-Eestit. Suurem osa proovialadest jäi siiski Tartumaa piiresse (31-st proovialast 11). Proovivõtukohtad valiti mitmetest erinevat tüüpi kasvukohtadest, et valimis oleksid esindatud nii liigniisked, kui ka kuivad mullad. Veerežiimi hinnati oletatava üleujutuse järgi kuudes. Mulla lõimisel on proovides kruusa, liiva, savi ja ka turbasisaldusega mullad, et tagada mullaomaduste varieeruvust.

Pajud, mille alt proovid koguti, valiti võimalusel kaugel teistest ektomükoriisat moodustavatest puuliikidest nagu kask, haab, lepp ja kuusk. Seda selleks, et vältida teiste puude juurte sattumist proovi ning juurte vale määrangut (seda eriti kase puhul, mille juured on paju juurtega väga sarnased). Paju liike valiti põhimõttel, et enam-vähem võrdselt oleksid esindatud mõlemad alamperekonnad *Salix* ja *Caprisalix* (Leht *et al.* 2007), puukujulised ning põõsana kasvavad pajud. Mükoriisakoosluste võrdlemiseks ja fülogeneetilise erinevuse suurendamiseks lisati valimisse perekonna *Populus* viis Eestis kasvavat liiki. Kokku koguti proove 23-lt paju ja kaheksalt perekonna pappel isendilt.

Proovid (mõõdutega 15x15x10cm) võeti umbes meetri kaugusel tüvest 1,5-2 meetriste vahedega, kasutades labidat või nuga. Igalt puult või põõsalt koguti kolm proovi, et saada küllaltki väikese valimi juures piisavalt andmeid statistiliste analüüside teostamiseks ning vaadata ka väikeseskaalalist liigirikkust. Liigid määrati kasutades määrjaid „Eesti taimede määraja“ (Leht *et al.* 2007), „Eestis

kasvavad pajud“ (Krall ja Viljasoo 1965) ja „Puude ja põõsate määraja“ (Henno 1963). Puuliigid, millelt proove koguti on välja toodud Lisas 2 .

Mulla reaktsiooni ja orgaanilise aine sisalduse määramiseks eraldati ja kuivatati igast proovist umbes 50 grammi mulda. Fülogeneetilise distantssi määramiseks kasutati kahe kloroplasti geeni originaaljärjestust. Selle jaoks eraldati ning sekveneeriti iga puu ühelt mükoriiselt juuretipult DNA ning saadi kloroplasti trnH ja psbA geenide järjestused kiiresti evolutsioneeruvas lookuses. Lisaks sekveneeriti ka pajuliste ITS järjestused, mis aga ebaõnnestusid ning seega jäeti edasistest analüüsides välja. Ruumilise distantssi jaoks kasutati proovialade geograafilisi koordinaate. Mulla lõimis määratleti statistilise analüüsi tarbeks mullaosakeste suuruseks, kus kruus kõige suurema ja savi ning turvas kõige väiksema väärtusega.

4.2. Proovide analüüs

Liigne muld eraldati juurte ümbert ning juured pesti hoolikalt, proovides juuretippe mitte kahjustada. Juuri vaadeldi Carl Zeiss Stemi 2000-CS stereomikroskoobi all 10-50 kordse suurenduse juures veega täidetud Petri tassis. Proovide vaatamise käigus hinnati koloniseeritud juurte osakaalu ning eristati erinevad seenmantli morfotüübid. Neid kirjeldati lühidalt ning lisati ka hinnang osakaalule kogu juurte kolonisatsioonist. Ektomükoriisid juuretipud jaotati morfotüüpideks seenmantli värvuse, tekstuuri ning tsüstiidide, risomorfide ja juurevälise mütseeli esinenemise või puudumise põhjal. Igast morfotüübist säilitati kuni 10 juuretippu DNA analüüsiks CTAB puhvril (1% tsetüültrimetüülammooniumbromiid, 100mM Tris-HCl (pH 8.0), 1.4M NaCl, ja 20mM EDTA- etüleendiamiintetraäädikhape). Kokku analüüsiti 220 juuretippe morfotüüpi pajudelt ja 137 paplitelt. Fotod ektomükoriisidest (lisa 3 foto 1-4) tehti kasutades programmi AxioVision (Carl Zeiss Microscopy GmbH, Saksamaa) 50x suurenduse juures.

4.2.1. Molekulaarsed meetodid

DNA eraldati kuni kolmelt ektomükoriiselt juuretipult morfotüübi kohta proovis. DNA eraldamine viidi läbi kasutades kitti „DNeasy 96 Plant Kit” (Qiagen, Crawley, UK) järgides tootja poolt antud instruktsioone. Tulemusena saadi eraldatud ja puhastatud DNA, mis läks edasi PCR analüüsimisele. Liikide eristamise läveks oli 98% ITS (*Internal Transcribed Spacer*) nukleotiidide järjestuste sarnasus. ITS piirkonna näol on tegemist mitte-kodeeriva ribosomaalse DNA (rDNA) osaga. ITS regioon sisaldab kahte mitte-kodeerivat piirkonda, mis asuvad rDNA-d kodeerivate geenide (väike subühik 5.8S, 18S ja suur subühik 28S) vahel. Kokku moodustavad nad rDNA-d kodeeriva operoni, mida leidub kromosoomis paljudes kordustes. Kuna kogu ITS regioon on tavaliselt 600-800bp (aluspaari) pikk, saab seda edukalt universaalsete praimeritega amplifitseerida ning seda isegi väikeste ja väga lagunenenud DNA proovide puhul. Seepärast ongi ITS järjestused kujunenud üheks peamiseks seente molekulaarse identifitseerimise vahendiks (Gardes ja Bruns 1993; Schoch *et al.* 2012).

Polümeraasne ahelreaktsioon (PCR) toimus praimerite kombinatsiooniga ITSOF-T + LB-W + LR3-Pez, mis selektiivselt amplifitseerib nii kandseeni kui ka kottseeni seltsist *Pezizales*, mis on kõige liigirikkamad EM seente rühmad maailmas. Alternatiivne PCR (kui esmane ebaõnnestus) tehti praimeritega ITSOF-T ja ITS4. Kolmas PCR (ka teise ebaõnnestumise korral) toimus praimeritega 58SF ja ITS4. Kehvade sekventsitude puhul (alla 50%) kasutati spetsiifilisi primereid kitsastele seenerühmadele: ITS4-Tom, ITS4-Russ, ITS4-Seb, ITS4-Clav, ITS4-Sord. Taime DNA järjestused määrati praimeritega trnH + psbA (plastiidi trnH intron) ning atpF + rbcL (plastiidi rbcL intron). Kasutatud praimerite järjestused on välja toodud tabelis 1.

Tabel 1. PCR-s kasutatud praimerite järjestused.

Praimer	Järjestus '5-3'	Sihtrühm
ITS0F-T	ACTTGGTCATTTAGAGGAAGT	seened
LB-W	CTTTTCATCTTTCCCTCACGG	Kandseened (Basidiomycota)
LR3-Pez	CWTCRGGATCGGTCGATGG-	<i>Pezizales</i> ja <i>Lecanoromycetes</i>
ITS4	TCCTCCGCTTATTGATATGC	universaalne
58SF	ATGCATCGATGAAGAACGC	seened
ITS4-Tom	AACTCGGACGACCAGAGGCA	<i>Tomentella</i>
ITS4-Russ	AGCGGGTAGTCTCACCC	<i>Russulaceae</i>
ITS4-Seb	TCAGCGGGTARTCCTACTC	<i>Sebacina</i>
ITS4-Clav	GGTAGTCCCACCTGATTC	<i>Clavulina</i> ja <i>Cantharellus</i>
ITS4-Sord	CCCGTTCCAGGGAATC	<i>Sordariomycetes</i>
trnH	CGCGCATGGTGGATTACAAATCC	taime kloroplasti trnH geen
psbA	GTTATGCATGAACGTAATGCTC	taime kloroplasti psbA geen (kodeerib PSII D1 valku)
atpF	GAAGTAGTAGGATTGATTCTC	atpB-rbcL ATPaasi beeta-subühiku geen
rbcL	CCCTACAACATCATGAATTAAG	atpB-rbcL RuBisCO suure subühiku geen

PCR sisaldas 5 µl 5x HOT FIREPol Blend Mastermix Ready to Load segu (Solis Biodyne, Tartu, Eesti), 3 µl DNA-d, 0.5 µl igat 20 µmol/ml praimerit ja 16 µl destilleeritud vett. PCR reaktsiooni tingimused olid järgnevad: DNA ahelate denatureerimine 15 min 95 °C juures. Praimerite seondumine DNA ahelatega ja DNA süntees 35 tsüklit 95 °C 30 sekundit, 55 °C 30 sekundit, 72 °C üks minut ja viimane tsüklil (lõplik elongatsioon) 10 minutit 72 °C.

PCR produktid eraldati geelelektroforeesil 1,5% agarooši geelil. Produkt puhastati kasutades Exo-Sap ensüüme (Sigma, St. Louis, MO, USA), et eemaldada PCR-analüüsis kasutamata jäänud PCR-praimerid ning desoksüribonukleotiidid. Sekveneerimiseks (DNA primaarstruktuuri määramiseks) saadeti puhastatud PCR-produktid Korea firmasse Macrogen Hollandis. Sekveneerimisreaktsioon viidi läbi praimeriga ITS5. Sekventsides kvaliteedikontroll, parandamine ja kontiigide moodustamine toimus programmi Sequencher 4.10 (GeneCodes Corp., Ann Arbor, MI, USA) abil. Kõik erinevate liikide nukleotiidide järjestused igalt taimeisendilt sisestati PlutoF töökeskkonda (Abarenkov *et al.* 2010).

Liigid määrati kasutades UNITE ja INSD (*International Nucleotide Sequence Databases*) töölaual PlutoF. Seeneliigid eristati 98% ITS2 piirkonna sarnasuse põhjal (Tedersoo *et al.* 2006), et vältida lähedalt suguluses olevate taksonite ühendamist. DNA järjestuste võrdlemiseks ja määramiseks kasutati algoritmi BLAST (*Basic Local Alignment Search Tool*). Tulemusena saadud ektomükoriisete seeneliikide varasemat leidmist pajudel või paplitelt vaadati üle kõik vähemalt 97% sarnased vasted ITS2 järjestusele kasutades samuti algoritmi BLAST.

4.3. Mulla orgaanika ja reaktsiooni määramine

Mulla orgaanika määramiseks kuumutati proove kolm tundi 450 °C juures. Põlenud orgaanika arvutati enne ja pärast kuumutamist kaalutud proovide

kaaluvahest (proovi kadunud mulla protsent). Igast mullaproovist eraldati keskmiselt 5,7g mulda orgaanika määramiseks. Mulla reaktsiooni ehk pH määramiseks kasutati Mettler Toledo Seven Go pH-meetrit (Mettler-Toledo AG, Schwerzenbach, Šveits). Mulla pH mõõdeti mullalahusest suhtega 1:1, mille valmistamiseks kasutati 20 ml destilleeritud vett (pH=7,49) ja 20 ml kuiva mulda. Kahe proovi jaoks kasutati 2:1 suhet (20 ml vett ja 10 ml mulda), kuna need sisaldasid väheses koguses mulda. Mulla pH mõõdetuna lahusest suhtega 2:1 on umbes kuni 0,1 pH ühikut kõrgem suhtest 1:1 (Sikora ja Kissel 2010). Antud juhul ei korregeeritud tulemusi. Mulla orgaanika ja pH määramiseks kasutati Tartu Ülikooli Ökoloogia- ja Maateaduste Instituudi Geoloogia osakonna mullasedimentoloogia laborit Chemicumis.

4.4. Andmete statistiline analüüs

Fülogeneetiliste suhete väljaselgitamiseks kasutati suurima tõepära meetodit (*Maximum Likelihood*) nagu on rakendatud RAxML 7.2.8 (Stamatakis *et al.* 2008), lisades GTR + Gamma evolutsioonilise mudeli ning kahe kloroplasti geeni andmeid koos 100 kingapaela (*bootstrap*) meetodil saadud geenipuuga. Selleks, et saada nn ultrameetrilisi puid hindamaks erinevate klaadide evolutsiooni, imporditi suurimate tõenäosustega geenipuude harude pikkused statistikaprogrammi R Ape paketti (Paradis *et al.* 2004; R Core Development Team 2012). Kuna pajuliste molekulaarsetel andmetel põhinevaid uuringuid polnud kättesaadaval, hoiduti fülogeneesipuude sõlmede edasisest kasutamisest, et vältida lisanduvaid vigu andmetes. Seega tulenesid edasised analüüsid ultrameetriliste puude poolt pakutavast suhtelisest fülogeneetilisest distantist. Nende puude põhjal arvutati paaridega patristilised distantssimaatriksid.

Ruumilise autokorrelatsiooni hindamiseks koostati geograafiliste koordinaatide põhjal Eukleidiline distantssimaatriks. Selleks, et leida autokorrelatsiooni fülogeneetilisest ja distantssimaatriksitest kasutati Moran'i ja Mantel testi. Kuna mõlema testi tulemuste põhjal ei osutunud ruumiline autokorrelatsioon

statistiliselt oluliseks, siis jäeti see edasistest analüüsides välja. Fülogeneetiline distantis see-eest oli statistiliselt oluline kõigil juhtudel. Selleks, et edaspidi testida ja hinnata peremeestaime fülogeneetiliste suhete mõju, kasutati programmi R Vegan paketti (Oksanen *et al.* 2012) ning moodustati fülogeneetilisest kaugusmaatrikisitest fülogeneetilised PCNM omaväärtusvektorid (Diniz-Filho *et al.* 1998; Desclèves *et al.* 2003; ingl. k. Principal Coordinates of Neighbour Matrices eigenvectors: Borcard & Legendre 2002). Fülogeneetilised PCNM omaväärtusvektorid on kõik multidimensionaalses ruumis ristuvad ja näitavad fülogeneetilisi suhteid lõplikes andmetes erinevate taksonoomiliste tasemete puhul (Diniz-Filho *et al.* 1998). Edasisteks analüüsides valiti Packfor pakett (Dray *et al.* 2009), kuhu kaasati statistiliselt olulised vektorid.

Väikeseskaalalist liigirikkust (sagedust) näitab leitud seeneliikide arv iga puu kohta kogutud kolmest juureproovist. Parimad üldised vähimruutude mudelid (ingl. k. General Least Squares models; GLS) kasutades Akaike parandatud informatsioonikriteeriumit (ingl. k. Akaike Corrected Information Criterion; AICc). Olulised fülogeneetilised omaväärtusvektorid, ülejutuse kestus, puu kasvuvorm, mulla pH, orgaanilise aine sisaldus ja mulla osakeste suurus (savi, liivsavi, liiv, kruus) lisati sõltumatute väärtustena, et leida parimad mudelid selgitamaks EM kolonisatsiooni ja liigirikkust. Lisaks sooritati ka analüüs kasutades peremeestaime liiki fiktiivmuutujana, et leida iga liigi efekti ilma liikidevahelisi fülogeneetilisi suhteid arvestamata. Selleks, et kindlaks teha nende andmete mõju EM seente koosluse struktuurile genereeriti koosluse Hellinger'i distantismaatriks – transformeeritud liikide sagedus ja binaarne liikide esinemise andmestik. Saadud andmeid kasutati programmi R Vegan paketi ADONIS funktsioonis mitmefaktoriliste mudelite koostamiseks. Samaaegselt koostati ka ordinatsioonanalüüs meetodil mittemeetriline multidimensionaalne skaleerimine (Global Nonmetric Multidimensional Scaling; GNMDS), mis demonstreerib pajude EM seenekoosluse struktuuri kahe- või paljumõõtmelises ruumis. Analüüsi kaasati statistiliselt olulised faktorid funktsiooni envfit abil. Mõlema analüüsi puhul kasutati Bray-Curtis distantssiindeksit 1000 permutatsiooniga. Joonised (1-4) tehti programmi Statistica 9.1. (StatSoft Inc. Oklahoma, USA) abil.

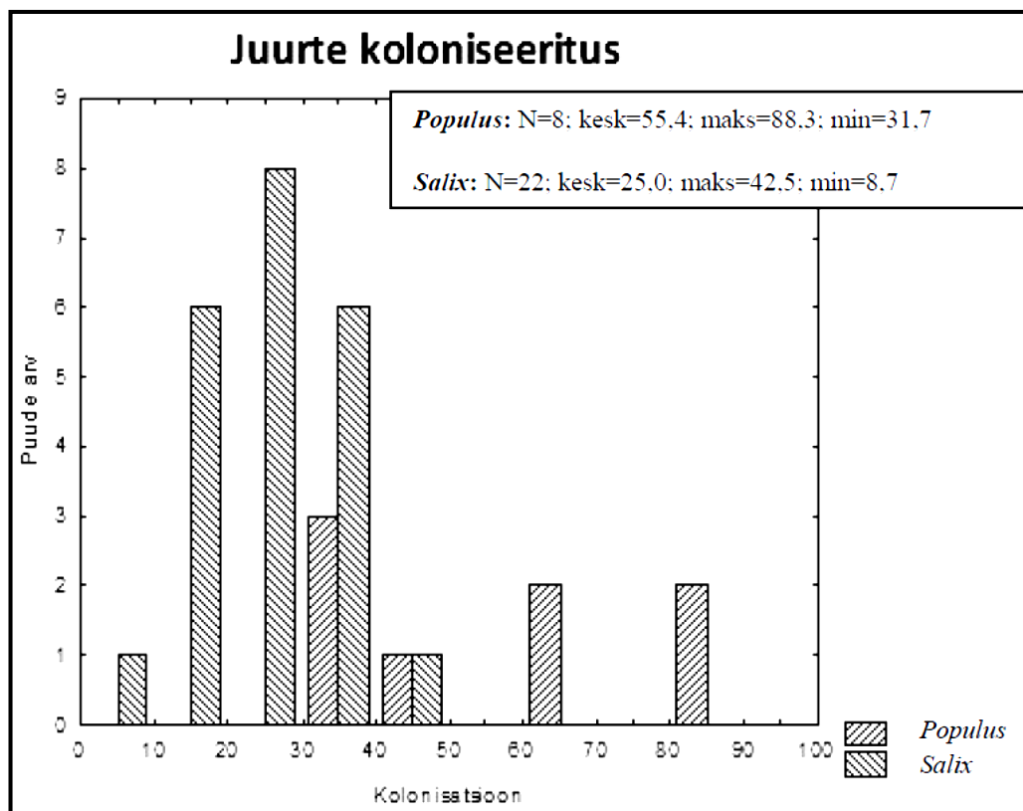
5. Tulemused

5.1. Ektomükoriisete juuretippude morfotüübid

Pajude juurtelt eristati keskmiselt 3,6 (standardhälve (σ)=1,5) morfotüüpi proovi kohta, paplite juurtelt aga 5,5 (σ =1,3). Üksteist kuud vee all olevalt hõberemmelgalt (*S. alba*) ei leitud ühtegi ektomükoriisset juuretippu. Kokku leiti pajude juurtelt 220 morfotüüpi ning paplitelt 137.

5.2. Juurte kolonisatsioon

Juurte keskmine kolonisatsioon oli 33,1%. Pajude juured olid keskmiselt koloniseeritud 25,0%, varieerudes 8,7%-st (välja arvatud 0% vees kasvav *Salix alba*) kuni 42,5% -ni puul (*Salix daphnoides*), mis kasvas ilma üleujutusteta liivasel mullal. Paplite keskmine kolonisatsioon oli aga 55,4%, vastavalt miinimum 31,7% palsamipaplil (*Populus balsamifera*) ja maksimum 88,3% harilikul haaval (joonis 1). Pajude keskmine kolonisatsioon oli oluliselt madalam kui perekonnal pappel ($t_{1,28}=-5,26$; $P<0,001$).



Joonis 1. Puu juurte keskmised kolonisatsioonid paplil ja pajul.

5.2.1. Kolonisatsiooni mõjutavad tegurid

Parima mudeli valiku tulemused: kõige suurem mõju juurte kolonisatsioonile on fülogeneetilisel distant sil. Mida kaugemad puud fülogeneetiliselt on seda suurem kolonisatsiooni erinevus (tabel 2). Näiteks paplite juurtel on kolonisatsioon tunduvalt kõrgem kui pajudel ning *Populus tremula* juurtel kõrgem, kui teisel neljal papliliigil. Kõrge mulla pH väärtus mõjub kolonisatsioonile negatiivselt, aga suuremad mullaosakesed positiivselt.

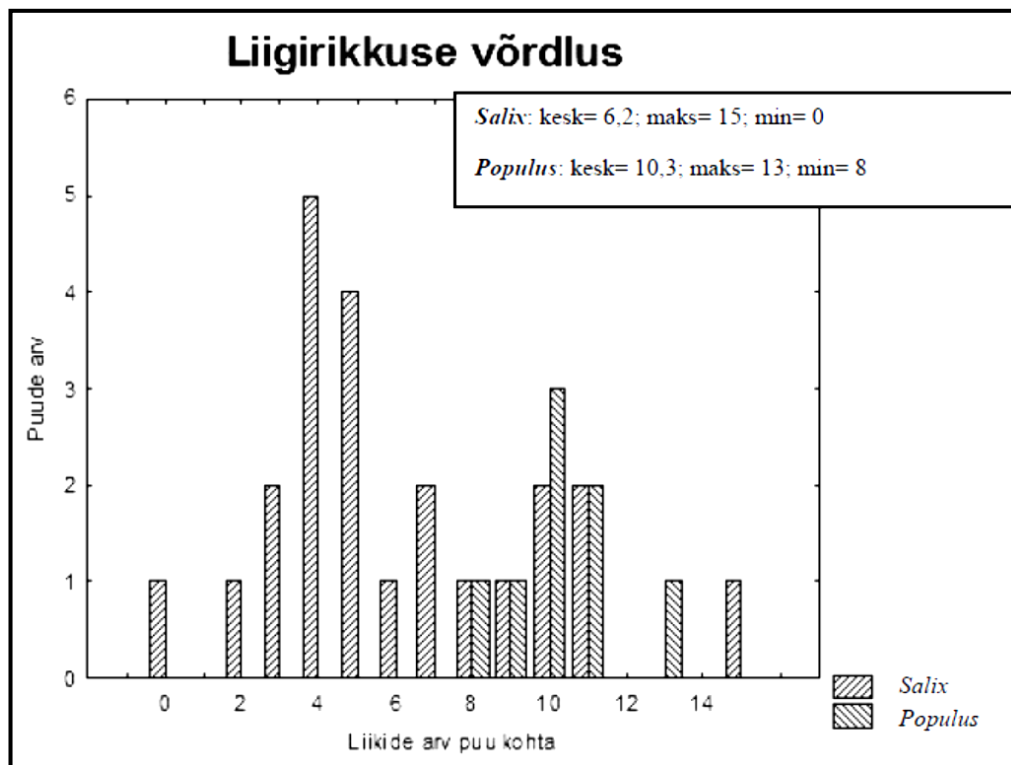
Tabel 2. Mullaomaduste ja fülogeneetilise distant si mõju kolonisatsioonile.

	t-väärtus	P-väärtus
mullaosakesed	2.79	0.009
pH	-2.29	0.030
PCNM V1	6.34	<0.001
PCNM V4	2.51	0.019
PCNM V6	2.91	0.007

5.3. Liigiline mitmekesisus

Pajuliste juurtelt eraldati kokku 129 liiki 98% ITS järjestuste sarnasuse alusel. Viie morfotüübi DNA eraldamine ebaõnnestus. Tõenäoliselt kaks nendest on lisaliigid proovile ning kolm lisaliigid nii proovile kui ka alale. Eraldatud liikidest määrati 2 seltsi, 10 sugukonna, 84 perekonna tasemeni ja 33 liigini (lisa1). Üks morfotüüp esindas mitmel (12) korral rohkem kui ühte liiki. Ainult pajudelt leiti kokku 60 liiki, paplitelt 50 ja ühiseid liike kõigest 19 (14,7% kõikidest liikidest). Seega pajudel 79 ja paplitel 69 liiki. Eraldatud liikide ITS-järjestused ja leiukoha andmed asuvad UNITE andmebaasis koodide all UDB008785- UDB009000, UDB005018, UDB005020, UDB005025, UDB005026, UDB005030, UDB005031, UDB005109, UDB005145, UDB005175, UDB005210 ja UDB005248. DNA järjestused on saadetud ka geenipanka INSD.

ITS-2 järjestuste vähemalt 97% sarnasuse alusel tehtud päringu andmetel UNITE (UNITE + INSD) andmebaasi kasutades on 40 liiki varem leitud paplitelt (*P. tremula*, *Populus* sp.) ja pajudelt (*S. caprea*, *S. herbacea*, *S. humboltiana*, *S. polaris*, *S. reticulata*, *Salix* sp.) sealhulgas 18 paplitelt ja 10 liiki pajudelt ning 12 mõlemalt. Paplite juurtel esines keskmiselt 10 ja pajudel 6 liiki (joonis 2). Pajude maksimaalne liigirikkus oli 15 liiki, mis on üllatavalt kahe võrra kõrgem paplite 13 liigist.



Joonis 2. Pajude ja paplite liigirikkuse võrdlus.

Kõige rohkem olid levinud *Genabea fragilis* 1 (lisa 3 foto 1), *Cenococcum* sp. ja *Cortinarius alnetorum* (lisa 3 foto 2) kaheksal puul 31-st ning *Tomentella* sp. 3 seitsmel. Pajudel oli sagedasemateks liikideks veel *Sordariales* sp. 1, *Tuber* sp. 3 ja *Genabea fragilis* 2 viiel korral. Sealjuures kõik need liigid ja ka *Genabea fragilis* 1 ja *Tomentella* sp. 3 koloniseerisid ainult paju juuri. Paplitel see-eest *Cortinarius alnetorum* viiel puul ning kolmel *Cenococcum* sp. ja *Tomentella* sp. 9. Viimane nimelt pärines ainult paplite juuretippudelt. EM sümbiondina leiti esmakordselt ka kaks *Parascutellinia* liiki (lisa 3 foto 3).

Tervelt 82 liiki (63,4%) oli seotud ainult ühe puuga ning leiti ühest proovist. Seene sugukondadest ja perekondadest esines kõige rohkem *Thelephoraceae* (*Tomentella*-*Thelephora*) 32,6% (42 liiki) (lisa 3 foto 4) ning *Inocybaceae* (*Inocybe*) 17 liigiga. Enamlevinud sugukondade liigid moodustavad 45,8% kõikidest liikidest. Järgnevad perekonnad *Tuber* üheksa, *Hebeloma* ja *Cortinarius* kuue liigiga (kokku 16,4%).

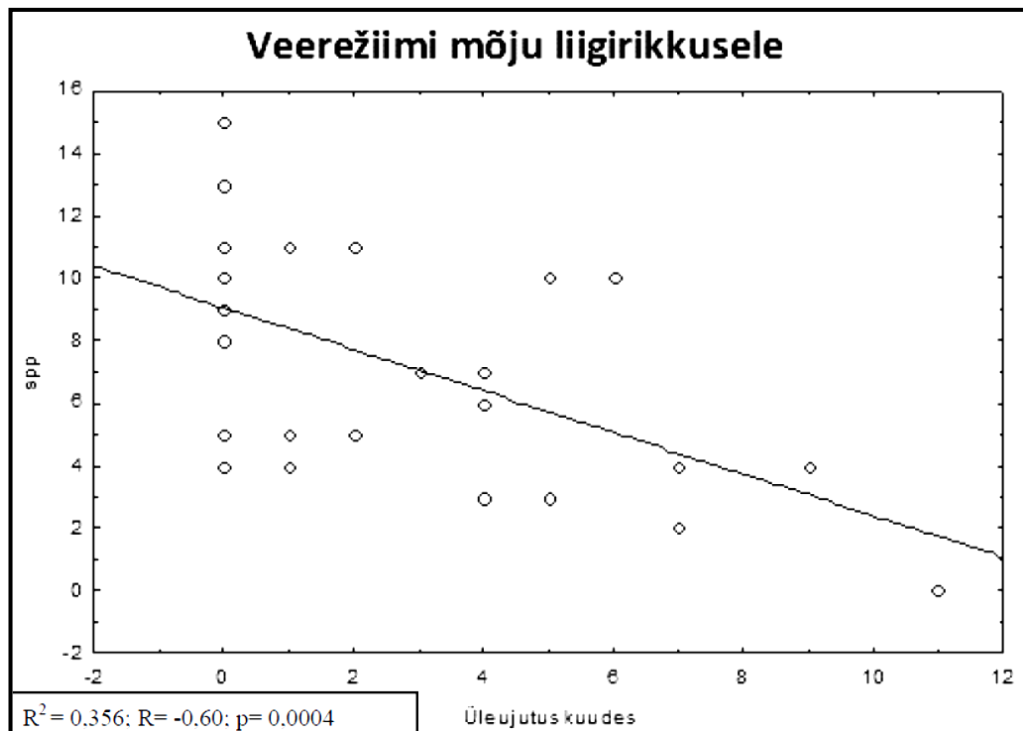
5.3.1. Liigirikkust mõjutavad tegurid

Liigirikkust mõjutavateks olulisteks teguriteks parima mudeli valiku tulemusena on kasvuvorm, mullaosakesed ja fülogeneetiline distant (tabel 3). Puukujulistel pajulistel on rohkem liike, kui põõsasjatel. Suuremad mullaosakesed mõjuvad liigirikkusele positiivselt.

Tabel 3. Liigirikkust mõjutavad tegurid.

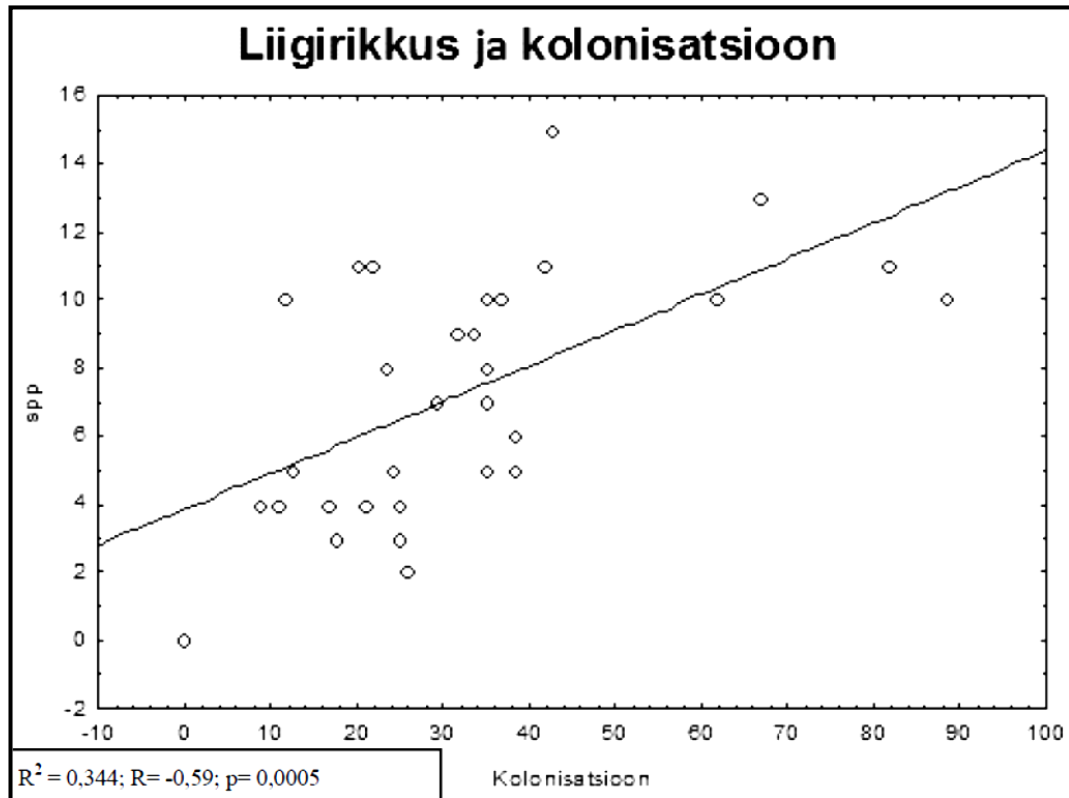
	t-väärtus	P-väärtus
kasvuvorm	2.16	0.039
mullaosakesed	3.13	0.004
PCNM 1	3.11	0.004

Statistiliselt kõige olulisem tunnus aga on veerežiim($t_{1,29}=-4,00$, $P<0,001$). Pikem üleujutuse kestus mõjub liigirikkusele negatiivselt. Veerežiim e. üleujutuse aeg kuudes seletab ära 35,6 kogu liigilisest varieeruvusest pajuliste liigirikkuses ning korreleerub sellega negatiivselt $r=-0,60$ (joonis 3).



Joonis 3. Üleujutuse mõju pajuliste liigirikkusele. Ringid tähistavad pajuliste isendeid.

Võrreldes koos kolonisatsiooniga ja liigirikkust on näha et, nende vahel esineb korrelatsioon $r = 0,59$ (joonis 4). Mõlemad mõjutavad ja sõltuvad teineteisest ning määravad ära 34,4% üksteise varieeruvusest. Kõrgema kolonisatsiooni korral on ka rohkem liike.



Joonis 4. Kolonisatsiooni ja liigirikkuse regressioon. Ringid tähistavad pajuliste isendeid.

5.4. Pajude ektomükoriisa kolonisatsioon ja liigirikkus

Antud töö põhieesmärk oli uurida Eestis kasvavate pajude ektomükoriisat ning seda mõjutavaid mulla omadusi. Selle tarbeks tehti statistilised analüüsid jättes välja pableid puudutavad andmed. Parima mudeli valiku tulemusena ei osutunud pajude kolonisatsiooni puhul ükski tegur statistiliselt oluliseks. Pajude EM liigirikkust mõjutavatest teguritest osutusid statistiliselt oluliseks mulla veerežiim ja mullaosakeste suurus (tabel 4).

Tabel 4. Pajude liigirikkust mõjutavad tegurid.

	t-väärtus	P-väärtus
veerežiim	-3.09	0.006
mullaosakesed	2.23	0.037

5.4.1. Seenekoosluse struktuur

Pajude seenekooslus mõjutavad oluliselt peremeestaimede fülogeneetiline distant, mulla pH ja veerežiim. Statistiliselt olulised mulla omadused ning fülogeneetiline distant seletavad ära ainult 21,4% kogu koosluse varieeruvusest (tabel 5). Tundmatute faktorite kanda jääb aga tervelt 64,3% seenekoosluse sisesest varieeruvusest.

Tabel 5. Pajude seenekoosluse mõjutegurid.

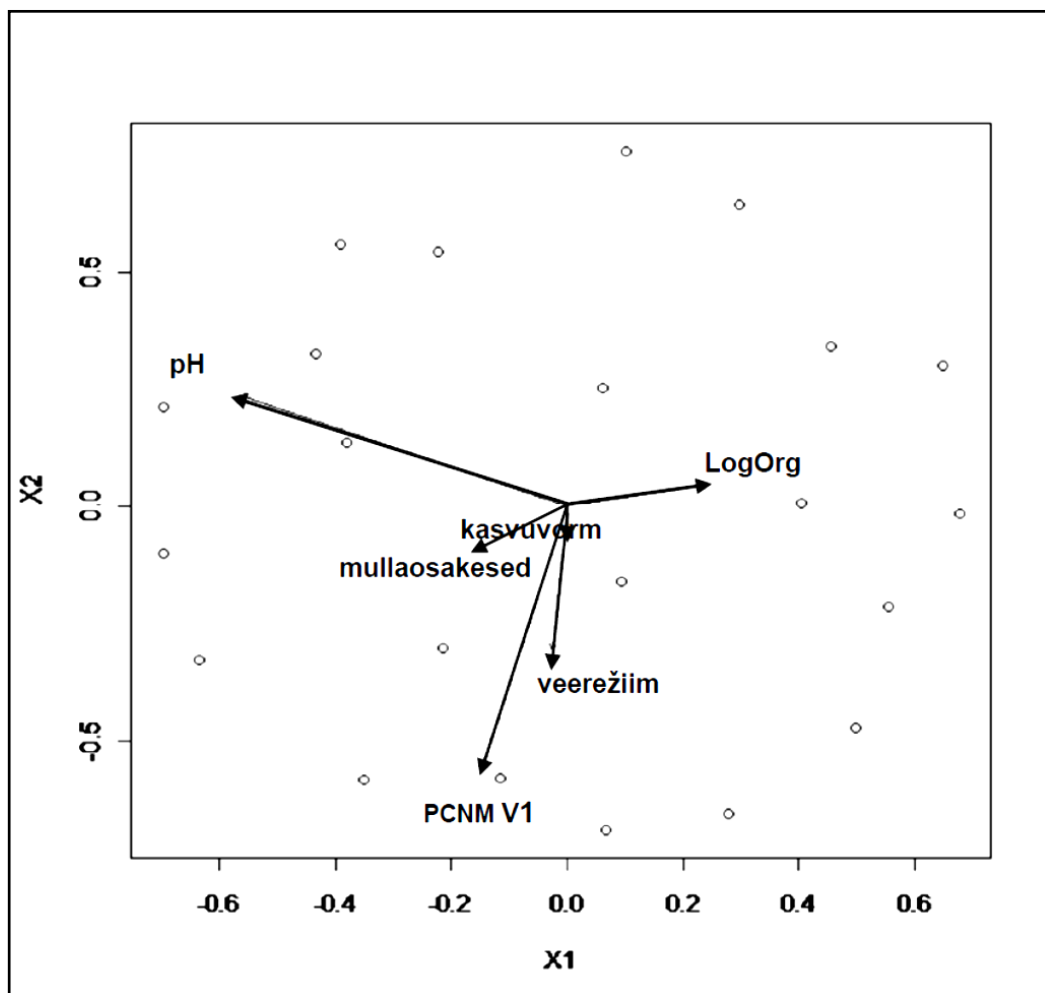
	Vab. astmed	Ruutude summa	F-väärtus	R²	P-väärtus
PCNM V1	1	0.73	1.84	0.079	0.010
pH	1	0.66	1.68	0.072	0.010
veerežiim	1	0.58	1.48	0.063	0.049
mullaosakesed	1	0.56	1.40	0.060	0.064
kasvuvorm	1	0.40	1.01	0.043	0.456
Log orgaanika	1	0.37	0.94	0.040	0.570
jäägid	15	5.93		0.643	

Pajude seenekoosluse GNMDS ordinatsioonis on statistiliselt olulised tunnusvektorid pH ja fülogeneetiline distant. Mulla reaktsioon ja fülogeneetiline distant koos määravad ära tervelt 68,1% seenekoosluse struktuurist (tabel 6).

Antud tulemusi illustreerib koosluse ordinatsioon (joonis 5) tunnuste suhtelisest mõjust koosluse struktuurile.

Tabel 6. Uuritud tunnuste suhteline mõju koosluse struktuurile.

	Telg X1	Telg X2	R²	P-väärtus
pH	-0.92	0.39	0.319	0.006
PCNM	-0.25	-0.97	0.362	0.016
veerežiim	-0.08	-1.00	0.080	0.344
Log orgaanika	0.98	0.20	0.067	0.406
mullaosakesed	-0.83	-0.56	0.021	0.762
kasvuvorm	-0.09	-1.00	0.003	0.962



Joonis 4. Koosluse ordinatsioon (GNMDS): uuritud tunnuste suhteline mõju pajude seenekoosluse struktuurile. Ringid tähistavad pajuliste isendeid.

6. Arutelu

6.1. Juurte ektomükoriisne kolonisatsioon

Pajuliste seenekooslused erinevad tunduvalt oma liigirikkuse ja kolonisatsiooni poolest. See tuleneb ka asjaolust, et pajulised kasvavad edukalt nii liigniisketes kui ka väga kuivades ning isegi saastunud kasvukohtades (Kuzovkina ja Quigley 2005). Siiski võib täheldada paplite juurte oluliselt kõrgemat koloniseeritust kui pajudel (Hryniewicz *et al.* 2010). Antud magistritöö näitel on paplite juurte keskmine EM kolonisatsioon kaks korda kõrgem (55,4%) kui pajudel (25,0%). Suuri erinevusi leidis ka paju ja papli rühmade sees, millele viitavad fülogeneesi omaväärtusvektorid ja nende olulisus mudelites.

Magistritöö tulemustega sarnased madalad paju juurte kolonisatsioonid leidsid näiteks Baum *et al.* (2002) kümne aasta vanustes vitspaju istandustes, kus EM kolonisatsioon oli alla 30%-di. Endises hõbedakaevanduses kasvanud raagremmelgal varieerus kolonisatsioon 3-36% (Hryniewicz *et al.* 2008) ning üheksal Norras kasvaval pajuliigil (boreaalsest alpiinseni) 10-44% (Dhillon 1994). Näiteks ka taanduva liustiku (Lyman'i liustik, USA) ees kasvavatel põõsaspajudel koloniseerivad ektomükoriisaseened 25% juuretippudest (Trowbridge ja Jumpponen 2004).

Sarnaseid papli EM kolonisatsioone on samuti täheldatud. Näiteks karvaseviljalise papli (*Populus deltoides* Torr. & A.Gray) ja *Populus trichocarpa* ristandite kolonisatsioon varieerus 39% kuni 68% (Tagu *et al.* 2001). Väetatud lühiealises papli istanduses olid *P. trichocarpa* juured 26-73% ja *P. tremula* L. x *tremuloides* Michx. (hübriidhaab) juured 41-82% ulatuses ektomükoriissed (Baum ja Makeschin 2000). Viieaastases kloonide istanduses aga varieerus kolonisatsioon

35-st kuni 90%-ni (Khasa *et al.* 2002). Kallasappli (*P. deltoides* Marshall) juurte keskmine kolonisatsioon EM seente poolt oli 48% (Shah 2006). Ahtalehise papli (*Populus angustifolia* James) ja tema looduslike hübriidide EM juurte osakaaluks leiti lausa 65-94% (Gehring *et al.* 2006). *P. trichocarpa* EM kolonisatsioon oli 45% ning tema hübriididel koos kallasapliga 47% (Labbé *et al.* 2011).

Kirjanduses on valdavalt aga pajude ektomükoriisest kolonisatsiooni oluliselt kõrgemaks hinnatud. Tulemuste erinevus tuleneb arvatavasti eelkõige kolonisatsioonide hindamise meetodikate erinevusest käesoleva töö omast. Põhiliselt kasutatakse kolonisatsiooni hindamiseks EM juuretippude sagedust. Mille puhul loetakse proovis olevad juured(tipud) ja EM juuretipud ning juuretippude arvu järgi arvutatakse EM sagedus (protsent) (nt. Khasa *et al.* 2002, Becerra *et al.* 2009; Hryniewicz *et al.* 2010, 2012; Ryberg *et al.* 2011). Sageli mõõdetakse ja arvutatakse EM protsendina juurtepikkusest (nt. Dhillion 1994, Beauchamp *et al.* 2005; Sumorok *et al.* 2008). Sarnased meetodeid antud tööga on kasutanud näiteks Nara 2003b, Regvar *et al.* 2010, Bahram *et al.* 2011.

Hollandi luidetel oli *Salix repens*, kaksikmükoriisne taim, enamjaolt EM (80–85%) ja mõningal määral AM (~11%) (Van der Heijden ja Vosatka 1999). Pütsepp *et al.* (2004), kes analüüsisid energiakultuuridena Eestis kasvanud seitsme aasta vanuste liikide *S.viminalis* ja *S. dasyclados* kloonide ektomükoriisa sagedust, struktuuri ja liigilist mitmekesisust, said tulemuseks pikalehise paju (*S. dasyclados*) juurte kolonisatsiooniks 75% ja vitspaju (*S. viminalis*) isegi 94%. Lühiealise metsanduse pajulistel (*P.nigra*×*maximowiczii* ja *S.viminalis*) oli sügisese vaatluse käigus EM juurte osakaal 29-81%, sealjuures pajul 60-70% (Hryniewicz *et al.* 2010). Kuue energiavõsa ja looduslikult kasvava pajuliigi peenjuurte kolonisatsioon oli vahemikus 16-72% (Hryniewicz *et al.* 2012). Poolas Pilica jõe äärsetes kuivemates kooslustes kasvavatel pajudel leiti samuti väga kõrge ektomükoriisa sagedus: *Salix fragilis* (85%) ja *Salix cinerea* (95%) (Sumorok *et al.* 2008). Jõeäärsetes *S. humboldtiana* populatsioonides Argentiinas varieerus kolonisatsioon 33-99% (Becerra *et al.* 2009).

Üldjuhul on ka tundras kasvavad madalad puhmja kasvuvormiga pajud nagu vaevapaju (*Salix herbacea* L.), polaarpaju (*Salix polaris* Wahlenb.) ja põhjapaju

(*Salix arctica* Pall.) kõrge kolonisatsiooniga – umbes 50% (Ryberg *et al.* 2011). Liigi *S. polaris* kolonisatsioon võib-olla veel kõrgem, näiteks 60-70% (Fujiyoshi *et al.* 2011). Vulkaanislises kõrbes Mount Fuji'l kasvava *S. reinii* juured olid koloniseeritud 59% ulatuses (Nara 2003b). Isegi raskemetallidega küllastunud kaevandustes on keskmine koloniseerituse tase *S. caprea* puhul 44.5%, seega antud tööst kõrgem (Regvar *et al.* 2010).

Kõrgemaid paplite kolonisatsioone on leitud harilikul haaval kasvamas saastunud mullas (95%) (Krapta *et al.* 2008) ja ühel puul looduslikus vanas metsas (72%) (Bahram *et al.* 2011). Muidugi leidub ka madalamaid pajuliste kolonisatsioone: paplite puhul kallasapliil 15% (Labbé *et al.* 2011), mitmetel hübriididel 5.–29% (Karliński *et al.* 2010) ning 13% *Populus fremontii* S. Wats. juurte pikkusest (Beauchamp *et al.* 2005) ja pajudel näiteks *S. alba* koloniseeritud juurte sagedus 3-9%. (Parádi ja Baar 2006).

Erinevuste põhjuseks võib-olla arvatavasti ka asjaolu, et käesoleva töö pajulised kasvasid enamjaolt (58%) mingil ajahetkel üleujutatavatel aladel. Liigvesi omakorda aga mõjub mükoriisale negatiivselt (Lodge 1989). Lisaks võib kolonisatsiooni erisuste taga olla ka puude vanus. Pajude vanuse kasvamisega väheneb mükoriisete juurte osakaal (Parádi ja Baar 2006). Enamike pajuliste mükoriisauuringutes kasutatakse seemikuid või kloonitud pistikuid, mis jäävad vanuselt tavaliselt kümne aasta piiresse. Samas võib öelda, et siinsesse valimisse kuuluvad enamjaolt vanemad isendid.

6.2. Pajuliste ektomükoriisaseente liigirikkus

Pajude juurtelt eristati kesmiselt enamasti kolm morfotüüpi proovi kohta, paplite juurtelt aga viis kuni kuus. Ühe isendi kohta eraldati pajudelt 6 ja paplitelt 10 EM seeneliiki. Erinevusi liigirikkuses leidis eelkõige ka paju rühma sees, millele viitab fülogeneesi omaväärtusvektor ja selle olulisus mudelites.

Kogu liigirikkus (pajudel 79 ja paplitel 69 liiki) erines vaid kümne liigi võrra, kuigi valimis oli pajusid 23 ja papleid 8 isendit. Sugukondadest esines kõige rohkem lehternahkiselisi (*Thelephoraceae*) (42 liiki; 33%) ning narmasnutilisi

(*Inocybaceae*; 13% ja 17 liiki). Krapta *et al.* (2008) leidsid samuti et, *P. tremula* juurtel on need rühmad kõige liigirikkamad hõlmates kokku 40% leitud liikidest.

Mittesuguliselt paljunev *Cenococcum geophilum* tundub olevat üheks kõige levinuimaks sümbiondiks pajuliste juurtel. *Cenococcum* omab väga laia ökoloogilist amplituudi ja peremeestaimi (Trappe 1964). Seetõttu koloniseerib seen eriliigiliste pajude ja paplite juuri erinevates keskkonnatingimustes (Dhillion 1994; Thormann *et al.* 1999; Hashimoto ja Higuchi 2003; Parádi ja Baar 2006; Krapta *et al.* 2008; Sumorok *et al.* 2008; Hryniewicz *et al.* 2009; Bahram *et al.* 2011; Fujiyoshi *et al.* 2011) ning isegi tundra kooslustes (Ryberg *et al.* 2011).

Sugukond *Thelephoraceae* on samuti pajuliste kooslustes väga olulisel kohal olles nii sage kui ka liigirikas seenerühm. Antud töös puudus ainult kahe paju (*S. cinerea*, *S. viminalis*) juurtelt. Lehternahkiselised domineerivad mitmetes pajulistega seotud seenekooslustes (Obase *et al.* 2007; Hryniewicz *et al.* 2008; Krapta *et al.* 2008; Newcombe *et al.* 2010; Hryniewicz *et al.* 2012) ning erinevaid liike on leitud enamike pajuliste ektomükoriisat uurivate autorite poolt (Thormann *et al.* 1999; Pütsepp *et al.* 2004; Parádi ja Baar 2006; Becerra *et al.* 2009; Hryniewicz *et al.* 2009; Hryniewicz *et al.* 2010; Newcombe *et al.* 2010; Regvar *et al.* 2010; Bahram *et al.* 2011; Bent *et al.* 2011; Fujiyoshi *et al.* 2011; Ryberg *et al.* 2011). Lehternahkiselised on EM kooslustes laialdaselt levinud ja liigirikas seene sugukond (Kõljalg *et al.* 2000; Tedersoo *et al.* 2006; Tedersoo *et al.* 2011)

Valdavalt on Eesti pajuliste kooslustes liigid väga ebaühtlase sagedusjaotusega ning suur osa liike (63,4%) leiti ainult ühel korral. Sellist tendentsi märkasid ka Bahram *et al.* (2011) ühe *P. tremula* puu ektomükoriisat uurides. Siiski leidub ka laialdasema levikuga liike. Sagedasemad EM seeneliigid pajulistel olid *Genabea fragilis* 1, *Cenococcum* sp. ja *Cortinarius alnetorum* kaheksal puul 31-st ning *Tomentella* sp. 3 seitsmel. Kui *Cenococcum* sp. ja *Cortinarius alnetorum* koloniseerisid nii pajude kui ka paplite juuri, siis *Genabea fragilis*, mida leidis kaks molekulaarset liiki, sekveneerti ainult pajude juuretippudest. *G. fragilis* on maa-aluste trühvli meenutavate viljakehadega ektomükoriisne seen, mis kasvab

koos peamiselt pajude ja paplitega (Vidal *et al.* 1991; Venturella *et al.* 2011; Hryniewicz *et al.* 2012).

Pajuliste juurtetippudelt sekveneeritud liikede arvu põhjal võib liigirikkust lugeda küllaltki kõrgeks. Kõrge EM liigiline mitmekesisus iseloomustas ka hanepaju (*S. repens*) kasvamas looduslikel liivaluidetel kus koguti 78 liiki erinevaid ektomükoriisaseente viljakehi (Van der Heijden *et al.* 1999). Nara *et al.* (2003a) aga leidsid primaat-suktsessioonilise Mount Fuji vulkaanilist kõrbe koloniseeriva pajuga (*Salix reinii*) 23 liigist EM viljakehi. Juurtelt leiti aga 21 liiki, millest 12 moodustasid ka viljakehi (Nara 2003b). Arktilises tundras kasvavate pajude EM seente elurikkust on iseloomustatud näiteks 34 (Ryberg *et al.* 2011) ja 15 (Fujiyoshi *et al.* 2011) liigiga. Parádi ja Baar (2006) identifitseerisid jõe äärsetes *S. alba* erivanuselistes metsades 12 EM seene taksonit. Dhillion (1994) avastas üheksa pajuliigi juurtelt kõigest viis liiki AM seeni ja kuus liiki EM seeni. Oluliselt kõrgem liigirikkus – 122 EM seeneliiki, on leitud Bahram *et al.* (2011) poolt ühe hariliku haava isendi juurtelt.

Pajuliste seenekooslused koosnevad peamiselt liikidest mida peetakse pioneerliikideks (suktsessioonis varajases staadiumis esinevateks) või häiritud ning tihti ka saastunud elupaikade taimede koloniseerijateks (Nara 2003b; Pütsepp *et al.* 2004; Nara 2006b; Hryniewicz *et al.* 2008; Krpata *et al.* 2008).

Ektomükoriisa liigilist jaotumist sõltuvalt mulla savisisaldusest on põhjendatud ka seente fülogeneetilise kuuluvusega (Peay *et al.* 2010). Käesoleva töö tulemusena saadud pajuliste ektomükoriisettes seenekooslustes oli liigirikkaimaks seene sugukonnaks *Thelephoraceae* ning enamikes nende kasvukohtadest paiknesid liivasel või saviliivasel mullal. Lisaks võivad ka naabruses kasavad puud seletada kuni 2,3% seene perekondade paiknemisest mullas (Bahram *et al.* 2011).

6.3. Mulla omaduste mõju pajuliste ektomükoriisale

Väiksematel mullaosakestel (suurem savisisaldus) ja kõrgel mulla pH-l on kergelt negatiivne mõju pajuliste juurte kolonisatsioonile (tabel 2) ning liigirikkusele positiivne suurematel mullaosakestel ja puu kasvuvormil (tabel 3), aga negatiivne veerežiimil. Pajude seenekooslusele on negatiivselt mõjuvaks kõrgem mulla pH ja pikem üleujutus (tabel 5). Ka Van der Heijden ja Vosatka (1999) leidsid, et hanepaju juurte EM juuretippude sagedus sõltub mulla pH-st ning niiskustingimustest. Kuigi kõrge pH väärtus alandab kolonisatsiooni, siis kergem lõimis suurendab seda. Seega võivad kõrgema pH-ga (liivased, kruusased) muldadel kasvavate puude juured olla rohkem koloniseeritud kui raskema lõimise ning madalama pH-ga muldadel. Selline tulemus võib olla tingitud asjaolust, et suuremad mullaosakesed tõstavad vee läbilaskvust ning vähendavad seisvast veest tingitud hapnikupuudust. Enamike EM seente jaoks on optimaalsemaid mulla pH-vahemikud pigem skaala happelises osas (nõrgalt happelisest kuni neutraalsed) (Hung 1983; Yamanaka 2003). Aluselisemates keskkondades kasvavad eelkõige varase järgu liigid (seened, mis on iseloomulikud koosluste varajastes arengustaadiumites). Oma elutegevusega muudavad seened neid ümbritseva keskkonna pH väärtust madalamaks (Sánchez *et al.* 2001; Yamanaka 2003; Siemens ja Zwiazek 2011), võimaldades nii lisanduda ka näiteks happelisemaid tingimusi eelistavatel liikidel (Yamanaka 2003).

Mulla reaktsiooni mõju mükoriisale tuleneb ka peremeestaime ökoloogilistest nõudmistest, sest mulla pH-l on oluline roll taimede toitainete kättesaadavusel. Savikate muldade ja orgaanilise aine võime imada katioone on tugevam (suurem negatiivne laeng), kui pH on üle 7. Madalama mulla reaktsiooni juures neutraliseerib suur vesinikioonide hulk negatiivse laengu ning see võib suurendada mulla toitainete sisaldust. Reaktsioon aga alla 5,6 ja üle 6,8 võib põhjustada raskusi toitainete kättesaadavuses (McCauley *et al.* 2003).

Kergema lõimisega (väiksema savisisaldusega) muldade positiivse mõju põhjus liigirikkusele on tõenäoliselt sama, mis kolonisatsiooni puhul, kus ektomükoriisaseened eelistavad niiskeid, kuid hea vee läbilaskvusega mullatüüpe (Lodge 1989). Samas on täheldatud ka väiksemate mullaosakeste (kõrgem savisisaldus) positiivset mõju EM liigirikkusele (Tedersoo *et al.* 2012). Pajuliste kasvuvormi ja ka mullaosakeste positiivne mõju avaldub arvatavasti antud valimi põhjal paplite (kõik puud) ja puukujuliste pajude puhul, mis kasvavad enamjaolt rohkem kruusa- või liivasegustes muldades. Madalaid põõsaspajusid nagu *S. cinerea* (tuhkur paju) võib aga tihti kohata kraavikallastel, soistel aladel ja veekogude ääres (Krall ja Viljasoo; Leht *et al.* 2007), kus domineerivad savikad mullad. Samas võeti valimisse teadlikult puu-kujulisi liike märgadelt aladelt, et vähendada tunnuste multikollineaarsust.

Üldjuhul mõjuvad EM kolonisatsioonile positiivselt kõrge N ja orgaanilise aine sisaldus ning madal pH, K ja P sisaldus mullas (Jones *et al.* 1990; Baum *et al.* 2002; Pütsepp *et al.* 2004). Parádi ja Baar (2006) märkasid aga tendentsi, et sõltumata puude vanusest oli mükoriisete juurte sagedus kõrgem madala toitainetesisaldusega ja kõrgema pH-ga mullas. Fosfori kättesaadavus aga on näiteks suuresti mõjutatud mulla pH-st. Fosfor on kõige lahustavam neutraalse ja kõige vähem kättesaadav aluselise (seondub kaltsiumiga) ning happelise (seondub alumiiniumi ja rauaga) reaktsiooni juures (Fujimura ja Egger 2012). Morris *et al.* (2008) leidsid kahe tammeliigi EM uurides, et mulla vaba fosfori sisaldus ja peremeestaime liik on tähtsamateks koosluse kujundajateks. Erinevate EM seeneliikide reageeringud toitainete lisandumisele on erinevad: mõned suurendavad oma ohtrust ja teised, eriti perekonna *Cortinarius* esindajad on N lisandumisest negatiivselt mõjutatud (Baum ja Makeschin 2000). Mulla lämmastiku (eelkõige ammooniumiooni (NH_4^+) sisaldus mullas jaotab seeneliigid laias laastus kolme gruppi. Laia ökoloogilise amplituudiga liike (nt. *Cenococcum geophilum*) leidub pea kõikjal mööda toitainete gradienti ja kaks gruppi on jaotunud vastavalt toitainetevaesesse (nt. *Russula decolorans* Fr.) ja -rikkasse ossa (nt. *Tylospora asterophora* (Bonord.) Donk) (Toljander *et al.* 2006). Mullas

leiduv kaltsium aga mõjutab positiivselt näiteks leppadega seotud EM liigilist mitmekesisust, kuigi selle põhjused jäävad ebaselgeks (Põlme *et al.* 2013).

Ektomükoriisete seeneliikide kohastumused mulla pH, orgaanilise aine sisalduse ja toitainete sisalduse suhtes varieeruvad nii perekonniti kui ka liigiti (Fujiyoshi *et al.* 2011). Näiteks suurem orgaanilise aine sisaldus ja N/P suhe soosivad *Cenococcum* sp. osakaalu koosluses (Hryniewicz *et al.* 2009). Mineraalses või toitaineterikkas mullas kasvavate pajulistega kaasnevad tüüpiliselt arbuskulaarmükoriissed ja orgaanilistes muldades domineerivad ektomükoriissed seened (Smith ja Read 2008).

Salix arctica seenekoosluse ordinatsioonianalüüs näitas, et ordinatsiooni poolt seletatud variatsiooni puhul on keskkond propotsionaalselt peaaegu sama oluline näitaja kui peremeestaim. Kõige tähtsam faktor toitainete sisalduse kõrval, mis korreleerus seenekoosluse struktuuriga, oli mulla pH. Töö demonstreeris, et nii peremeestaim kui ka mullastikulised faktorid on tähtsad tegurid juurte seenekoosluse struktuuri kujunemisel (Fujimura ja Egger 2012).

Sagedased üleujutused ja anaeroobsed tingimused võivad olla üleujutatavatel aladel kasvavate pajukoosluste madala EM seente elurikkuse põhjuseks (Hashimoto ja Higuchi 2003; Parádi ja Baar 2006). Siiski on ka seeni, kes suudavad areneda liigniisketes muldades, näiteks liigid perekonnast *Hebeloma* ja sugukonnast *Thelephoraceae* ning ka mõned trühvliliigid (Parádi ja Baar 2006). *Cenococcum geophilum* ja *Thelephora terrestris* on võimelised taluma pikaajalisi üleujutusi (Sumorok *et al.* 2008). Hebelid ja lehternahkiselised on peamisteks juurte koloniseerijateks valdavalt madala toitainete sisaldusega ja tihedamini üleujutatavatel aladel. Tõenäoliselt suudavad need seensümbiondid üleujutustele vastu pidada (Parádi ja Baar 2006). Hebelite hulgas leidub palju generaliste, kes omavad laia peremeesliikide valikut ning suudavad hakkama saada väga erinevates ja ka häiritud kasvukohtades (Smith ja Read 2008).

6.4. Peremeestaimede fülogeneetilised seosed

Pajuliste EM kolonisatsiooni, liigirikkuse ja koosluse tähtsaimateks kujundajaks on peremeestaimede fülogeneetilised seosed, mulla veerežiim ja pH. Pajude seenekooslust mõjutavad fülogeneetiline distant, mulla pH ja veerežiim, mis seletavad ära 21,4% kogu koosluse varieeruvusest. Pajude seenekoosluse struktuuri mõjutavad enim mulla reaktsioon ja peremeestaimede fülogeneetilised seosed, mis koos määravad ära tervelt 68,1% varieeruvusest. Globaalsel tasemel ektomükoriisauuringust selgub, et peremeestaime sugukondlik kuuluvus on üheks kõige olulisemaks liigirikkuse ja koosluse kujundajaks. Taime sugukond seletab 33,8% koosluse varieeruvusest, samas ülejäänud faktorid seletavad <5% variatsioonist (Tedersoo *et al.* 2012). Davis ja Shaw (2008) leidsid aga maksasamblate endofüüte käsitledes, et liigilist mitmekesisust mõjutab eelkõige geograafiline distant, mitte genotüüp. Antud töös ei osutunud geograafiline distant arvatavasti oluliseks teineteisest kaugel asuvate proovialade tõttu. Samas ka globaalsest metaanalüüsist leppadega seotud EM seentest selgub nii peremeestaimede fülogeneetiliste suhete (43%) kui ka geograafilise distant (ühenduste) (10%) olulisus seenekoosluse varieeruvuse seletamisel (Põlme *et al.* 2013).

Fülogeneetilised omaväärtusvektorid on hea meetod hindamaks peremeestaime fülogneesi suhtelist mõju taimede mükoriissetele seenekooslustele. Eigenvektorite põhine lähenemine võimaldab testida fülogneesi sama grupi liikidega üle erinevate fülogeneetiliste skaalade ja lubab kladides fülogeneetilise distant si efektil varieeruda. Võrreldes Mantel testi tulemustega väheneb teist tüüpi vea tõenäosus ning esimest tüüpi vea puhul jääb samale tasemele Mantel testiga (Diniz-Filho *et al.* 1998). See võimaldab leida keskkonnaalaste ja fülogeneetiliste

tunnuste omavahelist korrelatsiooni, kui ka nende samasuunalist mõju (Desdevises *et al.* 2003).

Paplite juurtel on kolonisatsioon tunduvalt kõrgem kui pajudel ning harilikul haaval ületab teiste papliliikide omi. Kuid ei saa välistada, et seda seletab osaliselt ka hariliku haava kasvamine Eestis looduslikes kooslustes, samas kui teised liigid on sissetoodud ja kasvavad kas istutatult või naturaliseerunult. Samuti leidub paplitel rohkem seensümbionte, kuigi ka pajude liigirikkus võib olla samal tasemel. Tagu *et al.* (2001) leidsid, et paplite võimes mükoriisat moodustada on geneetiline alus. Samuti on näidatud pajude EM kolonisatsiooni ja AM eoste produktsiooni mõningast sõltuvust klooni identiteedist (Baum *et al.* 2002). Sarnaselt leidis ka Pütsepp *et al.* (2004), et pajude kolonisatsioon oli määratud peamiselt klooni identiteedi poolt. Vastupidiselt, Gehringi *et al.* (2006) arvavad, et keskkonnal, eelkõige mulla niiskusel, on suurem mõju kolonisatsioonile, kui peremehe geneetikal. Kastmiseksperimenti tulemusena oli ahtalehise papli (*Populus angustifolia* James) ja tema looduslike hübriidide AM seente kolonisatsioon 45% madalam ja EM kolonisatsioon 33% kõrgem. Seega oletasid autorid, et just keskkonna poolt tekitatud stress määrab suuresti ära kaksik-mükoriisete taimede mükoriisakolonisatsiooni.

Sarnaselt antud magistritöö tulemustele sõltus perioodiliselt üleujutatud Pilicia Jõe äärsete koosluste mükoriisa sagedus puu liigist ja niiskusgradiendist: üleujutuste ajal täheldati juurte kolonisatsiooni vähenemist ning ka liigirikkus suurenes niiskemast kuivema kasvukoha suunas (Sumorok *et al.* 2008). Veerežiim e. ülejutuse aeg kuudes seletab ära 35,6 kogu liigilisest varieeruvusest pajuliste liigirikkuses, aga kui võtta arvesse fülogeneetilised suhted, siis on üleujutuste mõju eri pajulistele kokku ilmselt märksa madalam. Lisaks terve sugukonna-põhisele uuringule tuleks vaadelda ka erinevate keskkonnatingimuste mõju valitud liikide mükoriisetele suhetele.

7. Kokkuvõte

Magistritöö eesmärgiks oli anda ülevaade Eestis kasvavate pajulistega seotud ektomükoriisestest seentest ning eeskätt mulla veerežiimi ja ka teiste olulisemate mulla omaduste mõju antud seenekooslustele. Valimisse kaasati 31 puud 17 liigist, millest 12 liiki olid pajud ja viis liiki paplid. Pajuliste liigirikkuse hindamiseks kasutati molekulaarseid meetodeid, mille abil eristati ITS-järjestuste alusel juuretippudelt 129 liiki. ITS2 järjestuste alusel tehtud päringu andmetel 40 liiki (31%) on varem leitud paplitelt ja pajudelt, seega antud töö lisab potentsiaalselt 89 uut liiki pajulistele. Tervelt 82 liiki (63%) oli seotud ainult ühe puuga ning leiti ühest proovist. Kõige sagedasemad liigid olid aga *Genabea fragilis* 1, *Cenococcum* sp., *Cortinarius alnetorum* ning *Tomentella* sp. 3. Levinumateks liikideks pajude juurtel olid veel *Sordariales* sp.1, *Tuber* sp. 3 ja *Genabea fragilis* 2. Paplitel sagedasemad seeneliigid *Cortinarius alnetorum*, *Cenococcum* sp. ja *Tomentella* sp. 9. (viimane ainult paplitel). Seene perekonna rühmadest olid kõige liigirikkamad *Tomentella-Thelephora* ning *Inocybe*, mis moodustavad 46% kõikidest liikidest. . EM sümbiondina leiti esmakordselt kaks *Parascutellinia* liiki.

Võrreldes koos pajude ja paplite EM kolonisatsiooni ja liigirikkust on paplite juurte kolonisatsioon ja liigirikkus tunduvalt kõrgem pajude omast. Pajuliste keskmiseks kolonisatsiooniks hinnati 33%. Pajude keskmine vastavalt 25,0%, paplitel aga 55,4 %. Paplite juurtel on keskmiselt 1,7 korda rohkem liike kui pajudel – 10 ja pajudel 6 liiki puu kohta. See-eest pajude maksimaalne liigirikkus oli 15 liiki, mis on üllatavalt kahe võrra kõrgem kui paplitel (minimaalne aga pajudel 0 (2)ning paplitel 8 liiki). Pajudelt leiti kokku 60 liiki ja paplitelt 50, ühiseid liike kõigest 19. Kokku pajudel 79 ja paplitel 69 liiki. Antud töö põhjal

võib oletada, et väga pikaajaliselt üleujutatud kohtades kasvavad pajud kaotavad oma ektomükoriisuse. Aga kuna valimis leidis ainult üks koloniseerimata puu ei saa seda kinnitada. Kui jätta kõrvale peremeestaimede fülogeneetilised suhted, siis mulla veerežiim on üheks kõige olulisemaks pajuliste liigilise mitmekesisuse mõjutajaks ja seda ka juhul kui vaadelda ainult pajude seenekooslusi. Üleujutuse negatiivne mõju avaldub ka pajuliste juurte kolonisatsioonile.

Pajuliste EM mõjutavad mulla omadustest veel mulla pH ja osakeste suurus. Orgaanilise aine sisalduse mõju ei olnud antud valimi põhjal statistiliselt oluline. Mulla pH väärtuse suurenemisel on negatiivne efekt nii juurte koloniseeritusele kui ka liigilisele mitmekesisusele. Kõrgem pH raskendab taimedel ja seensümbiontidel toitainete kättesaadavust ning ei ole sobilikud paljudele ektomükoriisetele seentele. Kergem muld ehk suuremad mullaosakesed ja vähem saviosakesi avaldab positiivset mõju nii kolonisatsioonile kui ka liigirikkusele. Põhjuseks sellise mulla parema vee läbilaskevõime, mis vähendab liigniisketest tingimustest põhjustatud hapnikuvaegust.

Magistritöö püüdis lisaks edaafilistele tingimustele mõõta ka selliste näitajate nagu seda on geograafiline ja fülogeneetiline distants osakaalu pajuliste EM koosluste kujunemisel. Fülogeneetilised suhted osutusid kõige tähtsamaks ektomükoriisat mõjutavaks tunnuseks. Pajude fülogeneetilised suhted seletavad ära näiteks 36,2% seenekoosluse struktuurist. Ektomükoriisaga seotud tunnuseid mõjutavad eelkõige peremeestaimede fülogeneetilised suhted, mulla veerežiim, pH ja ka mullaosakeste suurus. Fülogeneetilised suhted (erineva kaugusega seotud liikide rühmad) on oluliseim EM kolonisatsiooni, liigrikkuse ning koosluse kujundajaks. Taime fülogeneetiline positsioon määrab ära tema mükoriisamoodustamise võime ning sealjuures temaga võimalikud seonduvad sümbondid. Kindlasti oleks antud teemal vajalikud täiendavad uuringud selgitamiseks fülogeneetiliste suhete ning mulla omaduste täpsemaid mõjusid ektomükoriisale erinevates ökosüsteemides. Sellega seoses võiks rohkem tähelepanu pöörata ka niiskete ja liigniiskete kasvukohtade ektomükoriisaseente kooslustele.

The effects of host plant, water regime and soil properties on ectomycorrhizal fungi of Salicaceae

Marit Mett

8. Summary

The aim of this Master Thesis was to give an overview about Salicaceae-associated ectomycorrhizal (EM) fungi in Estonia and the effects of host phylogeny, soil water regime and other soil properties on EM fungal colonisation, species richness and community structure. Sampling of EM roots from 31 plants from 17 species (12 willows and five poplars) and identification by molecular methods revealed 129 EM fungal based on the similarity of the ITS sequences. Of these, 82 species (63%) were related to only one tree and was found once. The most frequent species were *Genabea fragilis* 1, *Cenococcum* sp., *Cortinarius alnetorum* and *Tomentella* sp. 3. The most species-rich fungal families were Thelephoraceae and Inocybaceae that contributed to 45,8% of all species. Two species of *Parascutellinia* were recovered as (EM) symbionts for the first time.

EM colonization and species richness of *Populus* was greater than in *Salix*. The mean EM colonisation of Salicaceae was 33,1%, averaging 25,0% in *Salix* and 55,4% in *Populus*. The 21 sampled *Salix* and 8 *Populus* individuals revealed 79 and 69 EM fungal species, respectively. Of these, only 19 were shared between host genera.

Taken separately, the duration of waterlogging had a negative effect on EM colonization and richness in Salicaceae. When considering phylogenetic relations among host species, host phylogeny had the strongest effect on all EM traits. Besides this, root colonization and species diversity are negatively affected by higher soil pH that renders nutrients less accessible. Coarser soil texture had a

positive effect on both colonization and species richness probably due to better aeration.

In conclusion, phylogenetic relations among host plants explain the greatest proportion of variation in EM fungal colonization, species richness and community composition in Salicaceae. Certainly future work is needed to generalize about the role of phylogeny and mechanisms of the role of soil variables on structuring fungal communities and affecting EM traits. The effect of waterlogging is to be addressed based on a few model species across a wide gradient.

9. Tänuavaldused

Suured tänuavaldused juhendajatele Leho Tedersoole ja Mohammad Bahramile igakülgse abi ja kannatliku meele eest. Tänan laboranti Margit Nõukast toimingute eest laboris.

10. Kasutatud kirjandus

Aanen, D.K. ja Kuyper, T.W. 1999. Intercompatibility tests in the *Hebeloma crustuliniforme* complex in northwestern Europe. *Mycologia* 91:783–795.

Abarenkov, K., Tedersoo, L., Nilsson, R.H., Vellak, K., Saar, I., Veldre, V., Parmasto, E., Prous, M., Aan, A., Ots, M., Kurina, O., Ostonen, I., Jõgeva, J., Halapuu, S., Põldmaa, K., Toots, M., Truu, J., Larsson, K.H. ja Kõljalg, U. 2010. PlutoF – a web based workbench for ecological and taxonomic research with an online implementation for fungal ITS sequences. *Evolutionary Bioinformatics* 6:189-196.

Abdollahzadeh, A., Kazempour, O.S. ja Maassoumi, A.A. 2011. Molecular phylogeny of the genus *Salix* (*Salicaceae*) with an emphasize to its species in Iran. *The Iranian Journal of Botany* 17:244-253.

Alexander, I.J. ja Le, S.S. 2005. Mycorrhizas and ecosystem processes in tropical rain forest: implications for diversity. Teoses: **Burslem, D.F.R.P., Pinard, M.A. ja Hartley, S.E. (toim.),** *Biotic Interactions in the Tropics: Their Role in the Maintenance of Species Diversity*. Cambridge University Press: London, lk. 165-203.

Angiosperm Phylogeny Group. 2003. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. *Botanical Journal of the Linnean Society* 141:399–436.

Argus, G.W. 2007. *Salix* (Salicaceae) distribution maps and a synopsis of their classification in North America, North of Mexico. *The Harvard papers in Botany* 12:335-368.

Arnolds, E. ja Kuyper, T. W. 1995. *Cortinarius* species associated with *Salix repens* in the Netherlands. *Beihefte zur Sydowia* 8:5–27. [Viidatud teoses Van der Heijden ja Kuyper 2003]

Aronsson, P. ja Perttu, K. 2001. Willow vegetation filters for wastewater treatment and soil remediation combined with biomass production. *Forestry Chronicle* 77:293-299.

Azuma, T., Kajita, T., Yokoyama, Y. ja Ohashi, H. 2000. Phylogenetic Relationships of *Salix* (Salicaceae) Based on *rbcL* Sequence Data. *American Journal of Botany* 87:67-75.

Bahram, M., Pölme, S., Kõljalg, U. ja Tedersoo, L. 2011. A single European aspen (*Populus tremula*) tree individual may potentially harbour dozens of *Cenococcum geophilum* ITS genotypes and hundreds of species of ectomycorrhizal fungi. *Microbiological Ecology* 75:313–320.

Bailey, J.K., Deckert, R., Schweitze, J.A., Rehill, B.J., Lindroth, R.L., Gehring, C. ja Whitham, T.H. 2005. Host plant genetics affect hidden ecological players: links among *Populus*, condensed tannins, and fungal endophyte infection. *Canadian Journal of Botany* 83:356–361.

Baum, C. ja Makeschin, F. 2000. Effects of nitrogen and phosphorus fertilization on mycorrhizal formation of two poplar clones (*Populus trichocarpa* and *P. tremula x tremuloides*). *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 163:491-497.

Baum, C., Toljander, Y.K., Eckhard, K.U. ja Weih, M. 2009. The significance of host-fungus combinations in ectomycorrhizal symbioses for the chemical quality of willow foliage. *Plant Soil* 323:213–224.

Baum, C., Weih, M., Verwijst, T. ja Makeschin, F. 2002. The effects of nitrogen fertilization and soil properties on mycorrhizal formation of *Salix viminalis*. *Forest Ecology and Management* 160:35–43.

Beauchamp, V.B., Stromberg, J.C. ja Stutz, J.C. 2005. Interactions between *Tamarix ramosissima* (saltcedar), *Populus fremontii* (cottonwood), and mycorrhizal fungi: Effects on seedling growth and plant species coexistence. *Plant and Soil* 275:221–231.

Beauchamp, V.B., Stromberg, J.C. ja Stutz, J.C. 2006. Arbuscular mycorrhizal fungi associated with *Populus–Salix* stands in a semiarid riparian ecosystem. *New Phytologist* 170:369–380.

Becerra, A.G., Nouhra, E.R., Silva, M.P ja McKay, D. 2009. Ectomycorrhizae, arbuscular mycorrhizae, and dark-septate fungi on *Salix humboldtiana* in two riparian populations from central Argentina. *Mycoscience* 50:343–352.

Bell, C.D., Soltis, D.E. ja Soltis, P.S. 2010. The age and diversification of angiosperms re-revisited. *American Journal of Botany* 97:1296–1303.

Bent, E., Kiekel, P., Brenton, R. ja Taylor, D.L. 2011. Root-associated ectomycorrhizal fungi shared by various boreal forest seedlings naturally regenerating after a fire in Interior Alaska and correlation of different fungi with host growth responses. *Applied and Environmental Microbiology* 77:3351–3359.

Bissonnette, L., St-Arnaud, M. ja Labrecque, M. 2010. Phytoextraction of heavy metals by two Salicaceae clones in symbiosis with arbuscular mycorrhizal fungi during the second year of a field trial. *Plant and Soil* 332:55–67.

Borcard, D. ja Legendre, P. 2002. All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. *Ecological Modelling* 153:51–68.

Brundrett, M. 2004. Diversity and classification of mycorrhizal associations. *Biological Reviews* 79:473-495.

Brundrett, M.C. 2009. Mycorrhizal associations and other means of nutrition of vascular plants: understanding the global diversity of host plants by resolving conflicting information and developing reliable means of diagnosis. *Plant and soil* 320:37-77.

Chase, M.W., Zmarzty, S., Lledó, M.D., Wurdack, J.K., Swensen, S.M. ja Fay, M.F. 2002. When in doubt, put it in flacourtiaceae: a molecular phylogenetic analysis based on plastid rbcL DNA sequences. *Kew Bulletin* 57:141-181.

Chen, J.H., Sun, H., Wen, J., ja Yang, Y.P. 2010. Molecular phylogeny of *Salix* L. (Salicaceae) inferred from three chloroplast datasets and its systematic implications. *Taxon* 59:29–37.

Chilvers, G.A., Lapeyrie, F.F. ja Horan, D.P. 1987. Ectomycorrhizal v. endomycorrhizal fungi within the same root system. *New Phytologist* 107:441-448.

Courty, P.E., Franc, A. ja Garbaye, J. 2010. Temporal and functional pattern of secreted enzyme activities in an ectomycorrhizal community. *Soil Biology & Biochemistry* 42:2022-2025.

Cripps, C.L. ja Eddington, L.H. 2005. Distribution of Mycorrhizal Types among Alpine Vascular Plant Families on the Beartooth Plateau, Rocky Mountains, U.S.A., in Reference to Large-Scale Patterns in Arctic–Alpine Habitats. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 37:177–188.

Davis, E.C. ja Shaw, A.J. 2008. Biogeographic and phylogenetic patterns in diversity of liverwort-associated endophytes. *American Journal of Botany* 95:914-924.

Desdevises, Y., Legendre, P. Azouzi, L. ja Morand, S. 2003. Quantifying phylogenetically structured environmental variation. *Evolution* 57:2647-2652.

Dhillon, S.S. 1994. Ectomycorrhizae, Arbuscular Mycorrhizae, and *Rhizoctonia* sp. of Alpine and Boreal *Salix* spp. in Norway. *Arctic and Alpine Research* 26:304-307.

Diniz-Filho, J.A.F., de Sant'Ana, C.E.R. ja Bini, L.M. 1998. An eigenvector method for estimating phylogenetic inertia. *Evolution* 52:1247-1262.

Douhan, G. W. ja Rizzo, D. M. 2005. Phylogenetic divergence in a local population of the ectomycorrhizal fungus *Cenococcum geophilum*. *New Phytologist* 166:263–271.

Dray, S., Legendre, P. ja Blanchet, G. 2009. *packfor: Forward Selection with Permutation*. Available at <http://R-Forge.R-project.org/projects/sedar/>.

Dray, S., Legendre, P. ja Peres-Neto, P.R. 2006. Spatial modelling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbour matrices (PCNM). *Ecological Modelling* 196:483–493.

Fang, Z.F., Zhao, S.D. ja Skvortsov, A.K. 1999. Salicaceae.- Teoses: **Wu, Z.Y. ja Raven, P.H. (toim.),** *Flora of China*, vol.4. Beijing: Science Press; St. Louis: Missouri Botanical Garden Press. lk. 139–274.

Fillion, M., Brisson, J., Guidi, W. ja Labrecque, M. 2011. Increasing phosphorus removal in willow and poplar vegetation filters using arbuscular mycorrhizal fungi. *Ecological Engineering* 37:199–205.

Fujimura, K.E. ja Egger, K.N. 2012. Host plant and environment influence community assembly of High Arctic root-associated fungal communities. *Fungal Ecology* 5:409–418.

Fujiyoshi, M., Yoshitake, S., Watanabe, K., Murota, K., Tsuchiya, Y., Uchida, M. ja Nakatsubo, T. 2011. Successional changes in ectomycorrhizal fungi associated with the polar willow *Salix polaris* in a deglaciated area in the High Arctic, Svalbard. *Polar Biology* 34:667–673.

Gehring, C.A., Mueller, C. ja Whitham, T.G. 2006. Environmental and genetic effects on the formation of ectomycorrhizal and arbuscular mycorrhizal associations in cottonwoods. *Oecologia* 149:158–164.

Godbout, C. ja Fortin, J.A. 1985. Synthesised ectomycorrhizas of aspen: fungal genus level of structural characterisation. *Canadian Journal of Botany* 63:252–262.

Hahn, C. ja Agerer, R. 1999. Studien zum *Paxillus involutus* Formenkreis. *Nova Hedwigia* 69:241–310. [Viidatud teoses Van der Heijden ja Kuyper 2003]

Hardig, T.M., Anttila, C.K. ja Brunsfeld S.J. 2010. A Phylogenetic Analysis of *Salix* (Salicaceae) Based on matK and Ribosomal DNA Sequence Data. *Journal of Botany* 2010:197696.

Hashimoto, Y. ja Higuchi, R. 2003. Ectomycorrhizal and arbuscular mycorrhizal colonization of two species of floodplain willows. *Mycoscience* 44:339–343.

Hawksworth, D.,L. 2001. The magnitude of fungal diversity: the 15 million species estimate revisited. *Mycological Research* 105:1422–1432.

Henno, O. 1963. Puude ja põõsate määraja. Eesti Riiklik Kirjastus, Tallinn.

Hryniewicz, K., Baum, C. ja Leinweber, P. 2009. Mycorrhizal community structure, microbial biomass P and phosphatase activities under *Salix polaris* as influenced by nutrient availability. *European Journal of Soil Biology* 45:168–175.

Hryniewicz, K., Baum, C., Leinweber, P., Weih, M. ja Dimitriou, I. 2010. The significance of rotation periods for mycorrhiza formation in short rotation coppice. *Forest Ecology and Management* 260:1943–1949.

Hryniewicz, K., Haug, I. ja Baum, C. 2008. Ectomycorrhizal community structure under willows at former ore mining sites. *European Journal of Soil Biology* 44:37–44.

Hryniewicz, K., Toljander, Y.K., Baum, C., Fransson, P.M.A., Taylor, A.F.S. ja Weih, M. 2012. Correspondence of ectomycorrhizal diversity and colonisation of willows (*Salix* spp.) grown in short rotation coppice on arable sites and adjacent natural stands. *Mycorrhiza* 22:603–613.

Hung, L.-L. 1983. Growth variation between and within species of ectomycorrhizal fungi in response to pH *in vitro*. *Mycologia* 75(2):234–241.

Jones, M.D., Durall, D.M. ja Tinker, P.B. 1990. Phosphorus relationships and production of extramatrical hyphae by two types of willow ectomycorrhizas at different soil phosphorus levels. *New Phytologist* 115:259–267.

Jones, M.D., Durall, D.M. ja Tinker, P.B. 1991. Fluxes of carbon and phosphorus between symbionts in willow ectomycorrhizas and their changes with time. *New Phytologist* 119:99-106.

Judd, W.S., Campwell, C.S., Kellogg, E.A., Stevens, P.F. ja Donoghue, M.J. 2008. Plant systematics: a phylogenetic approach, 3. köide. Sinauer Associates, Sunderland.

Karliński, L., Rudawska, M., Kieliszewska-Rokicka, B. ja Leski, T. 2010. Relationship between genotype and soil environment during colonization of poplar roots by mycorrhizal and endophytic fungi. *Mycorrhiza* 20:315–324.

Khasa, P.D., Chakravarty, P., Robertson, A., Thomas, B.R ja Dancik, B.P. 2002. The mycorrhizal status of selected poplar clones introduced in Alberta. *Biomass and Bioenergy* 22:99–104.

Kittle, T.R. 2007. Influence of Mycorrhizal Inoculation Treatments on Native Tree and Shrub Biomass and Survival in a Floodplain, Flathead Indian Reservation. Master's thesis. The University of Montana Missoula, Montana, College of Forestry and Conservation.

Krall, H. ja Viljasoo, L. 1965. Eestis kasvavad pajud. Abiks loodusvaatlejale nr. 51. Eesti NSV Teaduste Akadeemia Loodusuurijate Selts, Tartu.

Krapta, D., Peintner, U., Langer, I., Fitz, W.J. ja Schweiger, P. 2008. Ectomycorrhizal communities associated with *Populus tremula* growing on a heavy metal contaminated site. *Mycological Research* 112:1069–1079.

Kuzovkina, Y.A. ja Quigley, M.F. 2005. Willows beyond wetlands: uses of *Salix* L. Species. *Water, Air, and Soil Pollution* 162:183–204.

Kõljalg, U., Dahlberg, A., Taylor, A.,F.,S., Larsson, E., Hallenberg, N., Stenlid, J., Larsson, K.-H., Fransson, P.M., Kårén, O. ja Jonsson, L. 2000. Diversity and abundance of resupinate thelephoroid fungi as ectomycorrhizal symbionts in Swedish boreal forests. *Molecular Ecology* 9:1985–1996.

Labbé, J., Jorge, V., Kohler, A.,Vion, P., Marçais, B., Bastien, C., Tuskan, G.A., Martin, F. ja Le Tacon, F. 2011. Identification of quantitative trait loci affecting ectomycorrhizal symbiosis in an interspecific F1 poplar cross and differential expression of genes in ectomycorrhizas of the two parents: *Populus deltoides* and *Populus trichocarpa*. *Tree Genetics & Genomes* 7:617–627.

Leht, M. (toim.), Krall, H., Kuk, T., Kull, T., Kuusk, V., Oja, T., Reier, Ü., Sepp, S., Zingel, H. ja Tuulik, T. 2007. Eesti taimede määraja. 2. parandatud ja täiendatud trükk. EMÜ Põllumajandus- ja keskkonnainstituut, Eesti Loodusfoto, Tartu.

Lindahl, B., Ihrmark, K., Boberg, J., Trumbore, S.E., Högborg, P., Stenlid, J. ja Finlay, R.D. 2007. Spatial separation of litter decomposition and mycorrhizal nutrient uptake in a boreal forest. *New Phytologist* 173:611-620.

Lodge, D.J. 1989. The influence of soil moisture and flooding on formation of VA-endo- and ectomycorrhizae in *Populus* and *Salix*. *Plant and Soil* 117:243–253.

Lodge, D.J. ja Wentworth, T.R. 1990. Negative associations among VA-mycorrhizal fungi and some ectomycorrhizal fungi inhabiting the same root system. *Oikos* 57:347–356.

Lukac, M., Calfapietra, C. ja Godbold, D.L. 2003. Production, turnover and mycorrhizal colonization of root systems of three *Populus* species grown under elevated CO₂ (POPFACE). *Global Change Biology* 9:838–848.

Malloch, D. 1987. The evolution of mycorrhizae. *Canadian Journal of Plant Pathology* 9:398–402.

Maassoumi, A.A. 2009. Experimental taxonomy of the genus *Salix* L. (*Salicaceae*) in Iran. *Iran Journal of Botany* 15:3-20.

McCauley, A., Jones, C. ja Jacobsen, J. 2003. Soil pH and organic matter. Nutrient Management Module No 8(4449). Montana State University, Bozeman, MT, USA.

McKendrick, S.L., Leake, J.R. ja Read, D.J. 2000a. Symbiotic germination and development of myco-heterotrophic plants in nature: transfer of carbon from ectomycorrhizal *Salix repens* and *Betula pendula* to the orchid *Corallorhiza trifida* through shared hyphal connections. *New Phytologist* 145:539–548.

McKendrick, S.L., Leake, J.R., Taylor, D.L. ja Read, D.J. 2000b. Symbiotic germination and development of myco-heterotrophic plants in nature: ontogeny of *Corallorhiza trifida* and characterization of its mycorrhizal fungi. *New Phytologist* 145:523-537.

Mrnka, L., Kuchár, M., Cieslarová, Z., Matějka, P., Száková, J., Tlustoš, P. ja Vosátka, M. 2012. Effects of endo- and ectomycorrhizal fungi on physiological parameters and heavy metals accumulation of two species from the family Salicaceae. *Water Air Soil Pollution* 223:399–410.

Nara, K. 2006a. Ectomycorrhizal networks and seedling establishment during early primary succession. *New Phytologist* 169:169–178.

Nara, K. 2006b. Pioneer dwarf willow may facilitate tree succession by providing late colonizers with compatible ectomycorrhizal fungi in a primary successional volcanic desert. *New Phytologist* 171:187–198.

Nara, K., Nakaya, H. ja Hogetsu, T. 2003a. Ectomycorrhizal sporocarp succession and production during early primary succession on Mount Fuji. *New Phytologist* 158:193–206.

Nara, K., Nakaya, H., Wu, B., Zhou, Z. ja Hogetsu, T. 2003b. Underground primary succession of ectomycorrhizal fungi in a volcanic desert on Mount Fuji. *New Phytologist* 159:743–756.

Nehls, U., Grunze, N., Willmann, M., Reich, M. ja Küster, H. 2007. Sugar for my honey: Carbohydrate partitioning in ectomycorrhizal symbiosis. *Phytochemistry* 68:82–91.

Obase, K., Tamai, Y., Yajima, T. ja Miyamoto, T. 2007. Morphological characteristics of ectomycorrhizas found in willow and poplar seedlings established in the area devastated by the volcanic eruption of Mt. Usu, Hokkaido, Japan in 2000. *Eurasian Journal of Forest Research* 10:173-178.

Ohashi, H. 2000. A systematic enumeration of Japanese *Salix* (Salicaceae). *The Journal of Japanese Botany* 75:1-41.

Oksanen, J., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H. ja Wagner, H. 2012. vegan: Community Ecology Package R package version 2.0-2. 2011. Available from <http://vegan.r-forge.rproject.org/>.

Parádi, I. ja Baar, J. 2006. Mycorrhizal fungal diversity in willow forests of different age along the river Waal, The Netherlands. *Forest Ecology and Management* 237:366–372.

Paradis, E., Claude, J. ja Strimmer, K. 2004. APE: Analyses of Phylogenetics and Evolution in R language. *Bioinformatics* 20:289–290.

Peay, K.G., Kennedy, P.G., Davies, S.J., Tan, S. ja Bruns, T.D. 2010. Potential link between plant and fungal distributions in a dipterocarp rainforest: community and phylogenetic structure of tropical ectomycorrhizal fungi across a plant and soil ecotone. *New Phytologist* 185:529–542.

Pinheiro, J., Bates, D. ja DebRoy, S. 2011. *nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models*. Available from <http://cran.rproject.org/web/packages/nlme/>.

Plett, J.M. ja Martin, F. 2011. Blurred boundaries: lifestyle lessons from ectomycorrhizal fungal genomes. *Trends in Genetics* 27:14-22.

Püttsepp, Ü., Rosling, A. ja Taylor, A.F.S. 2004. Ectomycorrhizal fungal communities associated with *Salix viminalis* L. and *S. dasyclados* Wimm. clones in a short-rotation forestry plantation. *Forest Ecology and Management* 196:413–424.

R Core Development Team. 2012. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Available from <http://www.R-project.org/>.

Regvar, M., Likar, M., Piltaver, A., Kugonič, N. ja Smith, J.E. 2010. Fungal community structure under goat willows (*Salix caprea* L.) growing at metal polluted site: the potential of screening in a model phytostabilisation study. *Plant Soil* 330:345–356.

Richard, F., Millot, S., Gardes, M. ja Selosse, M.A. 2005. Diversity and specificity of ectomycorrhizal fungi retrieved from an old-growth Mediterranean forest dominated by *Quercus ilex*. *New Phytologist* 166:1011-1023.

Rinaldi A.C., Comadini, O. ja Kuyper, T.W. 2008. Ectomycorrhizal fungal diversity: separating the wheat from the chaff. *Fungal Diversity* 33:1-45.

Ryberg, M., Andreassen, M. ja Björk, R.G. 2011. Weak habitat specificity in ectomycorrhizal communities associated with *Salix herbacea* and *Salix polaris* in alpine tundra. *Mycorrhiza* 21:289–296.

Sánchez, F., Honrubia, M. ja Torres, P. 2001. Effects of pH, water stress and temperature on in vitro cultures of ectomycorrhizal fungi from Mediterranean forests. *Cryptogamie, Mycologie* 22:243-258.

Schoch, C.L., Seifert, K. A., Huhndorf, S., Robert, V., Spouge, J.L., Levesque, C.A., Chen, W. ja Fungal Barcoding Consortium. 2012. Nuclear ribosomal internal transcribed spacer (ITS) region as a universal DNA barcode marker for Fungi. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 109:6241-6246.

Scotland, R.W. ja Wortley, A.H. 2003. How many species of seed plants are there? *Taxon* 52:101–104.

Shah, J.J.F. 2006. Effects of flood regime and riparian plant species on soil nitrogen cycling along the Middle Rio Grande : implications for restoration. Dissertation for Doctor of Philosophy Biology. The University of New Mexico, Albuquerque, New Mexico, USA.

Siemens, J.A. ja Zwiazek, J.J. 2011. *Hebeloma crustuliniforme* modifies root hydraulic responses of trembling aspen (*Populus tremuloides*) seedlings to changes in external pH. . *Plant and Soil* 345:247–256.

Skvortsov, A.K. 1999. Willows of Russia and adjacent countries, Taxonomical and geographical revision. University of Joensuu, Finland. *Faculty of Mathematics and Natural Sciences Report Series, no. 39.*

Stamatakis, A., Hoover, P. ja Rougemont, J. 2008. A rapid bootstrap algorithm for the RAxML web-servers. *Systematic Biology* 75:758-771.

Sumorok, B., Kosiński, K., Michalska-Hejduk, D. ja Kiedrzyńska, E. 2008. Distribution of ectomycorrhizal fungi in periodically inundated plant communities on the Pilica River floodplain. *Ecohydrology & Hydrobiology* 8:401-410.

Smith, S.E, ja Read, D.J. 2008. Mycorrhizal symbiosis, 3rd ed. London, Great Britain: Academic Press.

Tagu, D., Lapeyrie, F. ja Martin, F. 2002. The ectomycorrhizal symbiosis: Genetics and development. *Plant and Soil* 244:97-105.

Tagu, D., Rampant, P.F., Lapeyrie, F., Frey-Klett, P., Vion, P. ja Villar, M. 2001. Variation in the ability to form ectomycorrhizas in the F1 progeny of an interspecific poplar (*Populus* spp.) cross. *Mycorrhiza* 10:237–240.

Tedersoo, L., Bahram, M., Jairus, T., Bechem, E., Chinoya, S., Mpumba, R., Leal, M., Randrianjohanny, E., Razafimandimbison, S., Sadam, A., Naadel, T. ja Kõljalg U. 2011. Spatial structure and the effects of host and soil environments on communities of ectomycorrhizal fungi in wooded savannas and rain forests of Continental Africa and Madagascar. *Molecular Ecology* 20:3071–3080.

Tedersoo, L., Bahram, M., Toots, M., Diédhiou, A.G., Henkel, Kjøller, R., Morris, M.H., Nara, K., Nouhra, E., Peay, K., G., Pölme, S., Ryberg, M., Smith, M.E. ja Kõljalg, U. 2012. Towards global patterns in the diversity and community structure of ectomycorrhizal fungi. *Molecular Ecology* 21:4160–4170.

Tedersoo, L., May, T.W. ja Smith, M. E. 2010. Ectomycorrhizal lifestyle in fungi: global diversity, distribution, and evolution of phylogenetic lineages. *Mycorrhiza* 20:217–263.

Tedersoo, L., Suvi, T., Larsson, E. ja Kõljalg, U. 2006. Diversity and community structure of ectomycorrhizal fungi in a wooded meadow. *Mycological Research* 110:734–748.

Thormann, M.N., Currah, R.S. ja Bayley, S. 1999. The mycorrhizal status of the dominant vegetation along a peatland gradient in Southern Boreal Alberta, Canada. *Wetlands* 19:438-450.

Trappe, J.M. 1964. Mycorrhizal hosts and distribution of *Cenococcum graniforme*. *Lloydia* 27: 100–106. [Viidatud teoses Douhan ja Rizzo 2005]

Trowbridge, J. ja Jumpponen, A. 2004. Fungal colonization of shrub willow roots at the forefront of a receding glacier. *Mycorrhiza* 14:283-293.

Tuskan, G.A., DiFazio, S., Jansson, S., Bohlmann, J., Grigoriev, I., Hellsten, U., Putnam, N., Ralph, S., Rombauts, S., Salamov, A., Schein, J., Sterck, L., Aerts, A., Bhalerao, R.R., Bhalerao, R.P., Blaudez, D., Boerjan, W., Brun, A., Brunner, A., Busov, V., Campbell, M., Carlson, J., Chalot, M., Chapman, J., Chen, G.L., Cooper, D., Coutinho, P.M., Cou-turier, J., Covert, S., Cronk, Q., Cunningham, R., Davis, J., Degroove, S., Dejardin, A., Depamphilis, C., Detter, J., Dirks, B., Dubchak, I., Duplessis, S., Ehlting, J., Ellis, B., Gendler, K., Goodstein, D., Gribskov, M., Grimwood, J., Groover, A., Gunter, L., Ham-berger, B., Heinze, B., Helariutta, Y., Henrissat, B., Holligan, D., Holt, R., Huang, W., Islam-Faridi, N., Jones, S., Jones-Rhoades, M., Jorgensen, R., Joshi, C., Kangasjarvi, J., Karlsson, J., Kelleher, C., Kirkpatrick, R., Kirst, M., Kohler, A., Kalluri, U., Larimer, F., Leebens-Mack, J., Leple, J.C., Locascio, P., Lou, Y., Lucas, S., Martin, F., Montan-ini, B., Napoli, C., Nelson, D.R., Nelson, C., Nieminen, K., Nilsson, O., Pereda, V., Peter, G., Philippe, R., Pilate, G., Poliakov, A., Razumovskaya, J., Richardson, P., Rinaldi, C., Ritland, K., Rouze, P., Ryaboy, D., Schmutz, J., Schrader, J., Segerman, B., Shin, H., Siddiqui, A., Sterky, F., Terry, A., Tsai, C.J.,

Uberbacher, E., Unneberg, P., Vahala, J., Wall, K., Wessler, S., Yang, G., Yin, T., Douglas, C., Marra, M., Sandberg, G., Van de Peer, Y. ja Rokhsar, D. 2006. The genome of black cottonwood, *Populus trichocarpa* (Torr. & Gray). *Science* 313:1596–1604.

Vaario, L.-M., Heinonsalo, J., Spetz, P., Pennanen, T., Heinonen, J., Tervahauta, A. ja Fritze, H. 2012. The ectomycorrhizal fungus *Tricholoma matsutake* is a facultative saprotroph in vitro. *Mycorrhiza* 22: 409-418.

Van der Heijden, E.W. 2001. Differential benefits of arbuscular mycorrhizal and ectomycorrhizal infection of *Salix repens*. *Mycorrhiza* 10:185–193.

Van der Heijden, E.W. ja Kuyper, T.W. 2001. Laboratory experiments imply the conditionality of mycorrhizal benefits for *Salix repens*: role of pH and nitrogen to phosphorus ratios. *Plant and Soil* 228:275–290.

Van der Heijden, E.W. ja Kuyper, T.W. 2003. Ecological strategies of ectomycorrhizal fungi of *Salix repens*: root manipulation versus root replacement. *Oikos* 103:668–680.

Van der Heijden, E.W. ja Vosatka, M. 1999. Mycorrhizal associations of *Salix repens* L. communities in succession of dune ecosystems. II. Mycorrhizal dynamics and interactions of ectomycorrhizal and arbuscular mycorrhizal fungi. *Canadian Journal of Botany* 77:1833–1841.

Venturella, G., Altobelli, E., Bernicchia, A., Di Piazza, S., Donnini, D., Gargano, M.L., Gorjòn, S.P., Granito, V.M., Lantieri, A., Lunghini, D., Montemartini, A., Padovan, F., Pavarino, M., Pecoraro, L., Perini, C., Rana, G., Ripa, C., Salerni, E., Savino, E., Tomei, P.E., Vizzini, A., Zambonelli, A. ja Zotti, M. 2011. Fungal biodiversity and *in situ* conservation in Italy, *Plant Biosystems* 145:950-957.

Vidal, J.M., Rocabruna, A. ja Tabarés, M. 1991. Algunos hongos hipogeos (ascomycotina y basidiomycotina) interesantes para la micoflora española. *Butlleti Societat Catalana de Micologia* 14-15:131-142.

Wang, B. ja Qiu, Y.L. 2006. Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants. *Mycorrhiza* 16:299-363.

Yamanaka, T. 2003. The effect of pH on the growth of saprotrophic and ectomycorrhizal ammonia fungi *in vitro*. *Mycologia* 95:584–589.

Interneti allikad:

Eesti taimed. Tartu Ülikooli MRI Loodusteadusliku didaktika lektoraadi õppematerjal <http://bio.edu.ee/taimed/oistaim/paju2.htm> Külastusaeg: 12.02. 2012.

Reier, Ü. 2006. Aasta puu. Paju võib olla ka madal kui muru. Eesti loodus nr. 10 e-väljaanne. http://www.loodusajakiri.ee/eesti_loodus/artikkel1701_1681.html. Külastusaeg: 12.02. 2012.

Sikora, F. ja Kissel, D. 2010. Soil pH.Clemson University. Interneti viide <http://www.clemson.edu/sera6/SoilpHFinal081910.doc>. Külastusaeg: 27.05. 2013.

11. Lisad

Lisa 1. Seeneliikide leidumine ja määramine

Antud lisas on toodud igalt puult leitud ektomükoriissed seeneliigid.

Rasvaselt on märgitud mõlema perekonna puid koloniseerinud liigid.

Lisa 1. Pajude ja paplite ektomükoriisaseente liikide tabel.

Ektomükoriissed seeneliigid		Parim vaste			Peremeestaim	
Liik	Kood	Liik	Geenipangavaste	Sarnasus%	Indiviidi tähis	Peremeestaime liik
<i>Tomentella</i> sp. 5	UDB008858	<i>Tomentella coerulea</i>	UDB011598	95.78	Sal1	<i>Salix caprea</i>
<i>Trichophaea</i> sp. 2	UDB008859	<i>Trichophaea woolhopeia</i>	GU174766	97.54	Sal1	<i>S. caprea</i>
<i>Pulvinula constellatio</i>	UDB008860	<i>Pulvinula constellatio</i>	AF289074	100.00	Sal1	<i>S. caprea</i>
<i>Pseudotomentella</i> sp. 1	UDB008861	<i>Pseudotomentella tristis</i>	AJ889979	89.00	Sal1	<i>S. caprea</i>
<i>Pulvinula</i> sp. 2	UDB008862	<i>Pulvinula constellatio</i>	AF289074	85.90	Sal1	<i>S. caprea</i>
<i>Genabea fragilis</i> 1	UDB008863	<i>Genabea fragilis</i>	JF908763	99.65	Sal1	<i>S. caprea</i>
<i>Tomentella</i> sp. 1	UDB008864	<i>Tomentella coerulea</i>	UDB011598	94.74	Sal1	<i>S. caprea</i>
<i>Inocybe</i> sp. 3	UDB008865	<i>Inocybe cf flocculosa</i>	AM882992	94.55	Sal1	<i>S. caprea</i>
<i>Inocybe</i> sp. 3	UDB008935	<i>Inocybe cf flocculosa</i>	AM882992	94.55	Sal2	<i>Salix dasyclades</i>
<i>Tuber</i> sp. 1	UDB008936	<i>Tuber</i> sp.	EU379679	99.49	Sal2	<i>S. dasyclades</i>

<i>Tomentella</i> sp. 3	UDB008937	<i>Tomentella</i> sp.	AJ534912	95.00	Sal2	<i>S. dasyclades</i>
<i>Laccaria</i> sp. 2	UDB008938	<i>Laccaria montana</i>	EU486434	92.76	Sal2	<i>S. dasyclades</i>
<i>Tomentella</i> sp. 16	UDB008939	<i>Tomentella</i> sp.	AF430289	94.00	Sal2	<i>S. dasyclades</i>
<i>Tuber</i> sp. 1	UDB008940	<i>Tuber</i> sp.	EU379679T	99.49	Sal2	<i>S. dasyclades</i>
<i>Laccaria</i> sp. 1	UDB008941	<i>Laccaria proxima</i>	UDB011535	97.29	Sal2	<i>S. dasyclades</i>
<i>Tuber</i> sp. 3	UDB008965	<i>Tuber sphaerosporum</i>	FJ809853	91.60	Sal3	<i>Salix cinrea</i>
<i>Hebeloma</i> sp. 4	UDB008966	<i>Hebeloma pusillum</i>	UDB011806	96.38	Sal3	<i>S. cinrea</i>
<i>Tomentella</i> sp. 14	UDB008967	<i>Tomentella coerulea</i>	UDB011598	96.10	Sal3	<i>S. cinrea</i>
<i>Tomentella</i> sp. 19	UDB008968	<i>Tomentella ellisii</i>	UDB011603	96.00	Sal3	<i>S. cinrea</i>
<i>Genabea fragilis</i> 1	UDB008969	<i>Genabea fragilis</i>	JF908763	99.65	Sal4	<i>Salix alba</i>
<i>Tuber</i> sp. 3	UDB008970	<i>Tuber sphaerosporum</i>	FJ809853	91.60	Sal4	<i>S. alba</i>
<i>Tomentella</i> sp. 3	UDB008971	<i>Tomentella</i> sp.	AJ534912	95.0	Sal4	<i>S. alba</i>
<i>Tuber</i> sp. 2	UDB008972	<i>Tuber sphaerosporum</i>	FJ809853	93.63	Sal4	<i>S. alba</i>
<i>Genabea fragilis</i> 2	UDB008973	<i>Genabea fragilis</i>	JF908763	98.41	Sal4	<i>S. alba</i>
<i>Genabea fragilis</i> 1	UDB008974	<i>Genabea fragilis</i>	JF908763	99.65	Sal4	<i>S. alba</i>
<i>Tuber</i> sp. 4	UDB008975	<i>Tuber</i> sp.	FJ809850	96.34	Sal4	<i>S. alba</i>
<i>Inocybe</i> sp. 4	UDB008976	<i>Inocybe cf flocculosa</i>	AM882992	94.98	Sal4	<i>S. alba</i>
<i>Parascutellinia</i> sp. 1	UDB008977	<i>Parascutellinia</i> sp.	AY789323	100.00	Sal5	<i>Salix fragilis</i>
<i>Genabea fragilis</i> 2	UDB008978	<i>Genabea fragilis</i>	JF908763	98.41	Sal5	<i>S. fragilis</i>
<i>Inocybe</i> sp. 4	UDB008979	<i>Inocybe cf flocculosa</i>	AM882992	94.98	Sal5	<i>S. fragilis</i>
<i>Tomentella</i> sp. 2	UDB008980	<i>Tomentella</i> sp.	EF655702	94.00	Sal5	<i>S. fragilis</i>
<i>Russula</i> sp. 2	UDB008981	<i>Russula aff albonigra</i>	JF834364	91.37	Sal5	<i>S. fragilis</i>
<i>Sordariales</i> sp. 1	UDB008982	<i>Porosphaerella cordanophora</i>	JN689975	83.00	Sal5	<i>S. fragilis</i>
<i>Tuber</i> sp. 2	UDB008983	<i>Tuber sphaerosporum</i>	FJ809853	93.63	Sal5	<i>S. fragilis</i>

<i>Tuber</i> sp. 3	UDB008984	<i>Tuber sphaerosporum</i>	FJ809853	91.60	Sal6	<i>Salix cinrea</i>
<i>Hydnobolites cerebriformis</i>	UDB008985	<i>Hydnobolites cerebriformis</i>	EU784271	99.47	Sal6	<i>S. cinrea</i>
<i>Tuber</i> sp. 3	UDB008986	<i>Tuber sphaerosporum</i>	FJ809853	91.60	Sal6	<i>S. cinrea</i>
<i>Sordariales</i> sp. 1	UDB008987	<i>Porosphaerella cordanophora</i>	JN689975	83.00	Sal6	<i>S. cinrea</i>
<i>Hebeloma</i> sp. 1	UDB008988	<i>Hebeloma pusillum</i>	UDB011806	97.02	Sal7	<i>Salix fragilis</i>
<i>Peziza</i> sp. 1	UDB008989	<i>Peziza badia</i>	DQ384574	95.64	Sal7	<i>S. fragilis</i>
<i>Tomentella</i> sp. 11	UDB008990	<i>Tomentella coerulea</i>	UDB011598	93.41	Sal7	<i>S. fragilis</i>
<i>Genabea fragilis</i> 1	UDB008991	<i>Genabea fragilis</i>	JF908763	99.65	Sal7	<i>S. fragilis</i>
<i>Tomentella</i> sp. 3	UDB008992	<i>Tomentella</i> sp.	AJ534912	95.00	Sal8	<i>Salix phylicifolia</i>
<i>Sebacina</i> sp. 1	UDB008993	<i>Sebacina</i> sp.	DQ974767	93.25	Sal8	<i>S. phylicifolia</i>
<i>Laccaria montana</i>	UDB008994	<i>Laccaria montana</i>	EU486434	98.12	Sal8	<i>S. phylicifolia</i>
<i>Tomentella</i> sp. 11	UDB008995	<i>Tomentella coerulea</i>	UDB011598	93.41	Sal8	<i>S. phylicifolia</i>
<i>Sebacina</i> sp. 1	UDB008996	<i>Sebacina</i> sp.	DQ974767	93.25	Sal8	<i>S. phylicifolia</i>
<i>Cortinarius alnetorum</i>	UDB008997	<i>Cortinarius alnetorum</i>	GQ159796	99.65	Sal9	<i>Salix caprea</i>
<i>Tomentella</i> sp. 3	UDB008999	<i>Tomentella</i> sp.	AJ534912	95.00	Sal9	<i>S. caprea</i>
<i>Tomentella</i> sp. 22	UDB009000	<i>Tomentella cinerascens</i>	UDB003309	94.41	Sal9	<i>S. caprea</i>
<i>Geopora cervina</i>	UDB008866	<i>Geopora cervina</i>	FM206417	100.00	Sal10	<i>Salix alba</i>
<i>Tomentella</i> sp. 17	UDB008867	<i>Tomentella</i> sp.	AF430289	94.00	Sal10	<i>S. alba</i>
<i>Tuber</i> sp. 3	UDB008868	<i>Tuber sphaerosporum</i>	FJ809853	91.60	Sal10	<i>S. alba</i>
<i>Genabea fragilis</i> 1	UDB008869	<i>Genabea fragilis</i>	JF908763	99.65	Sal10	<i>S. alba</i>
<i>Tuber maculatum</i>	UDB008870	<i>Tuber maculatum</i>	AJ969627	99.69	Sal10	<i>S. alba</i>
<i>Tomentella</i> sp. 4	UDB008871	<i>Tomentella</i> sp.	AF430289	94.00	Sal11	<i>Salix cinrea</i>
<i>Tomentella</i> sp. 20	UDB008872	<i>Tomentella ellisii</i>	UDB011603	95.78	Sal11	<i>S. cinrea</i>
<i>Atheliaceae</i>	UDB008873	<i>Atheliaceae</i>	UDB008299	100.00	Sal12	<i>Salix strakeana</i>

<i>Tomentella</i> sp. 3	UDB008874	<i>Tomentella</i> sp.	AJ534912	95.00	Sal12	<i>S. strakeana</i>
<i>Tomentella</i> sp. 21	UDB008875	<i>Tomentella ellisii</i>	UDB011603	96.00	Sal12	<i>S. strakeana</i>
<i>Cortinarius alnetorum</i>	UDB008876	<i>Cortinarius alnetorum</i>	GQ159796	99.65	Sal13	<i>Salix triandra</i>
<i>Inocybe cf leucoloma</i>	UDB008877	<i>Inocybe cf leucoloma</i>	GU980624	99.58	Sal13	<i>S. triandra</i>
<i>Genabea fragilis</i> 2	UDB008878	<i>Genabea fragilis</i>	JF908763	98.41	Sal13	<i>S. triandra</i>
<i>Inocybe</i> sp. 5	UDB008879	<i>Inocybe leucoloma</i>	GU980623	96.56	Sal13	<i>S. triandra</i>
<i>Pulvinula</i> sp. 1	UDB008880	<i>Pulvinula convexella</i>	UDB000987	93.83	Sal13	<i>S. triandra</i>
<i>Trichophaea</i> sp. 1	UDB008881	<i>Trichophaea woolhopeia</i>	GU174766	94.00	Sal14	<i>Salix caprea</i>
<i>Cenococcum</i> sp.	UDB008882	<i>Cenococcum geophilum</i>	DQ179119	97.93	Sal14	<i>S. caprea</i>
<i>Pulvinula constellatio</i>	UDB008883	<i>Pulvinula constellatio</i>	AF289074	100.00	Sal14	<i>S. caprea</i>
<i>Geopora cervina</i>	UDB008884	<i>Geopora cervina</i>	FM206418	99.64	Sal14	<i>S. caprea</i>
<i>Genabea fragilis</i> 1	UDB008885	<i>Genabea fragilis</i>	JF908763	99.65	Sal14	<i>S. caprea</i>
<i>Tuber maculatum</i>	UDB008886	<i>Tuber maculatum</i>	AJ969627	99.69	Sal14	<i>S. caprea</i>
<i>Tomentella</i> sp. 5	UDB008887	<i>Tomentella coerulea</i>	UDB011598	95.78	Sal14	<i>S. caprea</i>
<i>Tuber rufum</i> var <i>rufum</i>	UDB008888	<i>Tuber rufum</i> var <i>rufum</i>	FN433168	99.49	Sal14	<i>S. caprea</i>
<i>Genabea fragilis</i> 1	UDB008889	<i>Genabea fragilis</i>	JF908763	99.65	Sal15	<i>Salix daphnoides</i>
<i>Tuber maculatum</i>	UDB008890	<i>Tuber maculatum</i>	AJ969627	99.69	Sal15	<i>S. daphnoides</i>
<i>Tomentella</i> sp. 3	UDB008891	<i>Tomentella</i> sp.	AJ534912	95.00	Sal15	<i>S. daphnoides</i>
<i>Thelephoraceae</i> sp. 7	UDB008892	<i>Thelephoraceae</i> sp	U83475	89.90	Sal15	<i>S. daphnoides</i>
<i>Tuber maculatum</i>	UDB008893	<i>Tuber maculatum</i>	AJ969627	99.69	Sal15	<i>S. daphnoides</i>
<i>Tomentella</i> sp. 24	UDB008894	<i>Tomentella coerulea</i>	UDB011598	97.94	Sal15	<i>S. daphnoides</i>
<i>Tuber</i> sp. 5	UDB008895	<i>Tuber</i> sp.	HM485428	96.77	Sal15	<i>S. daphnoides</i>
<i>Tomentella</i> sp. 3	UDB008896	<i>Tomentella</i> sp.	AJ534912	95.00	Sal15	<i>S. daphnoides</i>
<i>Cortinarius alnetorum</i>	UDB008897	<i>Cortinarius alnetorum</i>	GQ159796	99.65	Sal15	<i>S. daphnoides</i>
<i>Peziza</i> sp. 2	UDB008898	<i>Peziza badia</i>	DQ384574	97.16	Sal15	<i>S. daphnoides</i>

<i>Cortinarius junghuhnii</i>	UDB008899	<i>Cortinarius junghuhnii</i>	HQ604725	98.44	Sal15	<i>S. daphnoides</i>
Lactarius sp. 1	UDB008900	<i>Lactarius cyathuliformis</i>	UDB011523	95.73	Sal15	<i>S. daphnoides</i>
<i>Thelephoraceae</i> sp. 6	UDB008901	<i>Thelephoraceae</i> sp	FN669257	99.24	Sal15	<i>S. daphnoides</i>
<i>Inocybe</i> sp. 3	UDB008902	<i>Inocybe cf flocculosa</i>	AM882992	94.55	Sal15	<i>S. daphnoides</i>
<i>Genabea fragilis</i> 2	UDB008903	<i>Genabea fragilis</i>	JF908763	98.41	Sal15	<i>S. daphnoides</i>
<i>Peziza</i> sp. 1	UDB008904	<i>Peziza badia</i>	DQ384574	95.64	Sal15	<i>S. daphnoides</i>
Tuber maculatum	UDB008905	<i>Tuber maculatum</i>	AJ969627	99.69	Sal16	<i>Salix viminalis</i>
<i>Craterellus</i> sp.	UDB008906	<i>Craterellus cornucopioides</i>	UDB000053	82.76	Sal16	<i>S. viminalis</i>
Tarzetia sp.	UDB008907	<i>Tarzetia</i> sp.	AJ969614	88.79	Sal16	<i>S. viminalis</i>
<i>Genabea fragilis</i> 1	UDB008908	<i>Genabea fragilis</i>	JF908763	99.65	Sal16	<i>S. viminalis</i>
Tomentella sp. 20	UDB008909	<i>Tomentella ellisii</i>	UDB011603	95.78	Sal17	<i>Salix aurita</i>
<i>Alnicola macrospora</i>	UDB008910	<i>Alnicola macrospora</i>	AY900108	99.86	Sal17	<i>S. aurita</i>
Cenococcum sp.	UDB008911	<i>Cenococcum geophilum</i>	DQ179119	97.93	Sal17	<i>S. aurita</i>
<i>Peziza</i> sp. 2	UDB008912	<i>Peziza badia</i>	DQ384574	97.16	Sal17	<i>S. aurita</i>
Cenococcum sp.	UDB008913	<i>Cenococcum geophilum</i>	DQ179119	97.93	Sal17	<i>S. aurita</i>
<i>Parascutellinia</i> sp. 2	UDB008924	<i>Scutellinia colensoi</i>	AY220830	85.31	Sal19	<i>Salix triandra</i>
<i>Sordariales</i> sp. 2	UDB008925	<i>Coniochaeta</i> sp.	JN225913	82.00	Sal19	<i>S. triandra</i>
<i>Sordariales</i> sp. 1	UDB008926	<i>Porosphaerella cordanophora</i>	JN689975	83.00	Sal19	<i>S. triandra</i>
<i>Tomentella</i> sp. 3	UDB008927	<i>Tomentella</i> sp.	AJ534912	95.00	Sal19	<i>S. triandra</i>
<i>Cortinarius junghuhnii</i>	UDB008928	<i>Cortinarius junghuhnii</i>	HQ604725	98.44	Sal19	<i>S. triandra</i>
<i>Peziza</i> sp. 1	UDB008929	<i>Peziza badia</i>	DQ384574	95.64	Sal19	<i>S. triandra</i>
<i>Tomentella</i> sp. 19	UDB008930	<i>Tomentella ellisii</i>	UDB011603	96.00	Sal19	<i>S. triandra</i>
<i>Hebeloma longicaudum</i>	UDB008931	<i>Hebeloma longicaudum</i>	FJ872063	98.00	Sal19	<i>S. triandra</i>
Hebeloma sp. 1	UDB008932	<i>Hebeloma pusillum</i>	UDB011806	97.02	Sal19	<i>S. triandra</i>

<i>Peziza</i> sp. 3	UDB008933	<i>Peziza badia</i>	DQ384574	95.79	Sal19	<i>S. triandra</i>
<i>Parascutellinia</i> sp. 1	UDB008934	<i>Parascutellinia</i> sp.	JX316664	100.00	Sal19	<i>S. triandra</i>
<i>Tomentella</i> sp. 24	UDB008914	<i>Tomentella</i> sp.	HQ215810	96.28	Sal18	<i>Salix pentandra</i>
<i>Genabea fragilis</i> 1	UDB008915	<i>Genabea fragilis</i>	JF908763	99.65	Sal18	<i>S. pentandra</i>
<i>Sordariales</i> sp. 1	UDB008916	<i>Porosphaerella cordanophora</i>	JN689975	83.00	Sal18	<i>S. pentandra</i>
<i>Thelephoraceae</i> sp. 2	UDB008917	<i>Thelephoraceae</i> sp	FN669279	94.79	Sal18	<i>S. pentandra</i>
<i>Hebeloma</i> sp. 4	UDB008918	<i>Hebeloma pusillum</i>	UDB011806	96.38	Sal18	<i>S. pentandra</i>
<i>Tuber</i> sp. 6	UDB008919	<i>Tuber quercicola</i>	JN022528	79.39	Sal18	<i>S. pentandra</i>
<i>Sebacina</i> sp. 3	UDB008920	<i>Sebacina</i> aff. <i>epigaea</i>	EU819519	95.00	Sal18	<i>S. pentandra</i>
<i>Hebeloma</i> sp. 3	UDB008921	<i>Hebeloma incarnatulum</i>	AF430291	95.67	Sal18	<i>S. pentandra</i>
<i>Genea hispidula</i>	UDB008922	<i>Genea hispidula</i>	JF908019	99.77	Sal18	<i>S. pentandra</i>
<i>Tomentella</i> sp. 10	UDB008923	<i>Tomentella coerulea</i>	UDB011598	95.13	Sal18	<i>S. pentandra</i>
<i>Genabea fragilis</i> 2	UDB008942	<i>Genabea fragilis</i>	JF908763	98.41	Sal20	<i>Salix pentandra</i>
<i>Tomentella</i> sp. 2	UDB008943	<i>Tomentella</i> sp.	EF655702	94.00	Sal20	<i>S. pentandra</i>
<i>Tomentella</i> sp. 10	UDB008944	<i>Tomentella coerulea</i>	UDB011598	95.13	Sal20	<i>S. pentandra</i>
<i>Inocybe</i> sp. 6	UDB008945	<i>Inocybe</i> aff. <i>xanthomelas</i>	HQ586861	97.09	Sal20	<i>S. pentandra</i>
<i>Inocybe</i> sp. 1	UDB008946	<i>Inocybe geophylla</i>	JF899559	96.42	Sal20	<i>S. pentandra</i>
<i>Laccaria</i> sp. 1	UDB008947	<i>Laccaria proxima</i>	UDB011535	97.29	Sal20	<i>S. pentandra</i>
<i>Genabea fragilis</i> 2	UDB008948	<i>Genabea fragilis</i>	JF908763	98.41	Sal20	<i>S. pentandra</i>
<i>Tuber</i> sp. 3	UDB008949	<i>Tuber sphaerosporum</i>	FJ809853	91.60	Sal20	<i>S. pentandra</i>
<i>Tomentella</i> sp. 19	UDB008950	<i>Tomentella</i> sp.	AF430289	94.00	Sal20	<i>S. pentandra</i>
<i>Sordariales</i> sp. 1	UDB008951	<i>Porosphaerella cordanophora</i>	JN689975	83.00	Sal20	<i>S. pentandra</i>
<i>Tomentella</i> sp. 12	UDB008952	<i>Tomentella coerulea</i>	UDB011598	97.00	Sal20	<i>S. pentandra</i>
<i>Tuber</i> sp. 1	UDB008953	<i>Tuber</i> sp.	EU379679	99.49	Sal21	<i>Salix fragilis</i>

<i>Sebacina</i> sp. 2	UDB008954	<i>Sebacina</i> sp.	FN669251	96.18	Sal21	<i>S. fragilis</i>
<i>Tuber</i> sp. 4	UDB008955	<i>Tuber</i> sp.	FJ809850	96.34	Sal21	<i>S. fragilis</i>
<i>Meliniomyces</i> sp.	UDB008956	<i>Cadophora finlandica</i>	EF093179	97.00	Sal21	<i>S. fragilis</i>
<i>Tomentella</i> sp. 12	UDB008957	<i>Tomentella coerulea</i>	UDB011598	97.00	Sal21	<i>S. fragilis</i>
<i>Cenococcum</i> sp.	UDB008958	<i>Cenococcum geophilum</i>	DQ179119	97.93	Sal21	<i>S. fragilis</i>
<i>Tomentella bryophila</i>	UDB008959	<i>Tomentella bryophila</i>	AJ889981	99.51	Sal21	<i>S. fragilis</i>
<i>Wilcoxina rehmii</i>	UDB008960	<i>Wilcoxina rehmii</i>	DQ069001	99.00	Sal21	<i>S. fragilis</i>
<i>Humaria hemisphaerica</i>	UDB008961	<i>Humaria hemisphaerica</i>	UDB000988	99.40	Sal21	<i>S. fragilis</i>
<i>Sebacina</i> sp. 1	UDB008962	<i>Sebacina</i> sp.	DQ974767	93.25	Sal22	<i>Salix fragilis</i>
<i>Tomentella</i> sp. 7	UDB008963	<i>Tomentella</i> sp.	AF430289	94.00	Sal22	<i>S. fragilis</i>
<i>Entoloma</i> sp. 2	UDB008964	<i>Entoloma korhonenii</i>	UDB011454	96.86	Sal22	<i>S. fragilis</i>
<i>Inocybe cervicolor</i>	UDB008797	<i>Inocybe cervicolor</i>	UDB011612	99.79	Pop1	<i>Populus berolinensis</i>
<i>Thelephoraceae</i> sp. 3	UDB008798	<i>Thelephoraceae</i> sp.	FN669279	94.00	Pop1	<i>P. berolinensis</i>
<i>Cortinarius alnetorum</i>	UDB008799	<i>Cortinarius alnetorum</i>	GQ159796	99.65	Pop1	<i>P. berolinensis</i>
<i>Russula queletii</i>	UDB008800	<i>Russula queletii</i>	JF908668	100.00	Pop1	<i>P. berolinensis</i>
<i>Wilcoxina rehmii</i>	UDB008801	<i>Wilcoxina rehmii</i>	DQ069001	99.00	Pop1	<i>P. berolinensis</i>
<i>Sebacina</i> sp. 2	UDB008802	<i>Sebacina</i> sp.	FN669251	96.18	Pop1	<i>P. berolinensis</i>
<i>Paxillus</i> sp.	UDB008803	<i>Paxillus involutus</i>	HQ604826	96.30	Pop1	<i>P. berolinensis</i>
<i>Cenococcum</i> sp.	UDB008804	<i>Cenococcum geophilum</i>	DQ179119	97.93	Pop1	<i>P. berolinensis</i>
<i>Thelephoraceae</i> sp. 8	UDB008805	<i>Thelephoraceae</i> sp.	FN669257	93.23	Pop1	<i>P. berolinensis</i>
<i>Tomentella</i> sp. 25	UDB008806	<i>Tomentella</i> sp.	UDB001489	95.15	Pop1	<i>P. berolinensis</i>
<i>Inocybe</i> sp. 2	UDB008807	<i>Inocybe langei</i>	UDB011867	91.83	Pop1	<i>P. berolinensis</i>
<i>Thelephoraceae</i> sp. 4	UDB008808	<i>Thelephoraceae</i> sp.	FN669279	96.70	Pop2	<i>Populus alba</i>
<i>Otidea</i> sp.	UDB008809	<i>Otidea bufonia</i>	JN942767	92.87	Pop2	<i>P. alba</i>

<i>Humaria</i> sp.	UDB008810	<i>Humaria hemisphaerica</i>	DQ200832	95.64	Pop2	<i>P. alba</i>
<i>Inocybe cf fuscidula</i>	UDB008811	<i>Inocybe cf fuscidula</i>	AM882842	99.37	Pop2	<i>P. alba</i>
<i>Inocybe glabrescens</i>	UDB008812	<i>Inocybe glabrescens</i>	HQ604514	98.91	Pop2	<i>P. alba</i>
<i>Tomentella</i> sp.7	UDB008813	<i>Tomentella coerulea</i>	UDB011598	95.78	Pop2	<i>P. alba</i>
<i>Tomentella</i> sp. 1	UDB008814	<i>Tomentella coerulea</i>	UDB011598	94.74	Pop2	<i>P. alba</i>
<i>Inocybe cervicolor</i>	UDB008815	<i>Inocybe cervicolor</i>	UDB011612	99.79	Pop2	<i>P. alba</i>
<i>Inocybe</i> sp. 7	UDB008816	<i>Inocybe geophylla</i>	HQ604300	87.38	Pop2	<i>P. alba</i>
<i>Hebeloma</i> sp. 2	UDB008817	<i>Hebeloma incarnatulum</i>	AF430291	96.29	Pop2	<i>P. alba</i>
<i>Tomentella</i> sp. 8	UDB008818	<i>Tomentella coerulea</i>	UDB011598	95.05	Pop2	<i>P. alba</i>
<i>Hebeloma incarnatulum</i>	UDB008819	<i>Hebeloma incarnatulum</i>	AF430291	99.79	Pop3	<i>Populus berolinensis</i>
<i>Cortinarius alnetorum</i>	UDB008820	<i>Cortinarius alnetorum</i>	GQ159796	99.65	Pop3	<i>P. berolinensis</i>
<i>Tomentella</i> sp. 10	UDB008821	<i>Tomentella coerulea</i>	UDB011598	95.13	Pop3	<i>P. berolinensis</i>
<i>Sebacina epigaea</i>	UDB008822	<i>Sebacina epigaea</i>	AF490397	98.53	Pop3	<i>P. berolinensis</i>
<i>Tomentella</i> sp. 4	UDB008823	<i>Tomentella</i> sp.	AF430289	94.00	Pop3	<i>P. berolinensis</i>
<i>Tomentella bryophila</i>	UDB008824	<i>Tomentella bryophila</i>	AJ889981	99.51	Pop3	<i>P. berolinensis</i>
<i>Tomentella</i> sp. 17	UDB008825	<i>Tomentella</i> sp.	AF430289	94.00	Pop3	<i>P. berolinensis</i>
<i>Cortinarius alnetorum</i>	UDB008826	<i>Cortinarius alnetorum</i>	GQ159796	99.65	Pop4	<i>Populus alba</i>
<i>Thelephoraceae</i> sp. 1	UDB008827	<i>Thelephoraceae</i> sp.	FN669257	94.00	Pop4	<i>P. alba</i>
<i>Thelephoraceae</i> sp. 5	UDB008828	<i>Thelephoraceae</i> sp.	FN669257	94.05	Pop4	<i>P. alba</i>
<i>Entoloma</i> sp. 1	UDB008829	<i>Entoloma</i> sp.	UDB008226	99.75	Pop4	<i>P. alba</i>
<i>Peziza ostracoderma</i>	UDB008830	<i>Peziza ostracoderma</i>	EU819461	98.37	Pop4	<i>P. alba</i>
<i>Tomentella</i> sp. 5	UDB008831	<i>Tomentella coerulea</i>	UDB011598	95.78	Pop4	<i>P. alba</i>
<i>Pseudotomentella</i> sp. 2	UDB008832	<i>Pseudotomentella atrofusca</i>	UDB001616	96.75	Pop4	<i>P. alba</i>
<i>Thelephoraceae</i> sp. 5	UDB008833	<i>Thelephoraceae</i> sp.	FN669257	94.05	Pop4	<i>P. alba</i>

<i>Inocybe langei</i>	UDB008834	<i>Inocybe langei</i>	JF908138	99.83	Pop4	<i>P. alba</i>
<i>Inocybe</i> sp. 8	UDB008835	<i>Inocybe cf flocculosa</i>	AM882992	94.98	Pop4	<i>P. alba</i>
<i>Tomentella</i> sp. 5	UDB008836	<i>Tomentella coerulea</i>	UDB011598	95.78	Pop5	<i>Populus suaveolens</i>
<i>Tomentella</i> sp. 26	UDB008837	<i>Tomentella coerulea</i>	UDB011598	93.81	Pop5	<i>P. suaveolens</i>
<i>Tarzetta</i> sp.	UDB008838	<i>Tarzetta</i> sp.	AJ969614	88.79	Pop5	<i>P. suaveolens</i>
<i>Laccaria</i> sp. 1	UDB008839	<i>Laccaria proxima</i>	UDB011535	97.29	Pop5	<i>P. suaveolens</i>
<i>Tomentella</i> sp. 27	UDB008840	<i>Tomentella coerulea</i>	UDB011598	94.36	Pop5	<i>P. suaveolens</i>
<i>Inocybe melliolens</i>	UDB008841	<i>Inocybe melliolens</i>	FJ904148	99.78	Pop5	<i>P. suaveolens</i>
<i>Tomentella</i> sp. 28	UDB008842	<i>Tomentella coerulea</i>	UDB011598	96.15	Pop5	<i>P. suaveolens</i>
<i>Thelephoraceae</i> sp. 9	UDB008843	<i>Thelephoraceae</i> sp.	FN669259	94.83	Pop5	<i>P. suaveolens</i>
<i>Cortinarius alnetorum</i>	UDB008844	<i>Cortinarius alnetorum</i>	GQ159796	99.65	Pop5	<i>P. suaveolens</i>
<i>Tomentella</i> sp. 13	UDB008845	<i>Tomentella coerulea</i>	UDB011598	95.65	Pop5	<i>P. suaveolens</i>
<i>Lactarius</i> sp. 2	UDB008846	<i>Lactarius torminosus</i>	UDB011509	96.42	Pop5	<i>P. suaveolens</i>
<i>Tomentella</i> sp. 9	UDB008847	<i>Tomentella cinereoumbrina</i>	UDB011602	95.43	Pop5	<i>P. suaveolens</i>
<i>Inocybe</i> sp. 2	UDB008848	<i>Inocybe langei</i>	UDB011867	91.83	Pop5	<i>P. suaveolens</i>
<i>Hebeloma</i> sp. 2	UDB008849	<i>Hebeloma incarnatulum</i>	AF430291	96.29	Pop6	<i>Populus balsamifera</i>
<i>Tomentella</i> sp. 15	UDB008850	<i>Tomentella</i> sp.	UDB001489	93.29	Pop6	<i>P. balsamifera</i>
<i>Tuber maculatum</i>	UDB008851	<i>Tuber maculatum</i>	AJ969627	99.69	Pop6	<i>P. balsamifera</i>
<i>Tuber rufum</i>	UDB008852	<i>Tuber rufum</i>	FM205690	100.00	Pop6	<i>P. balsamifera</i>
<i>Cortinarius alnetorum</i>	UDB008853	<i>Cortinarius alnetorum</i>	GQ159796	99.65	Pop6	<i>P. balsamifera</i>
<i>Hebeloma</i> sp. 1	UDB008854	<i>Hebeloma pusillum</i>	UDB011806	97.02	Pop6	<i>P. balsamifera</i>
<i>Cenococcum</i> sp.	UDB008855	<i>Cenococcum geophilum</i>	DQ179119	97.93	Pop6	<i>P. balsamifera</i>
<i>Lactarius</i> sp. 2	UDB008856	<i>Lactarius torminosus</i>	UDB011509	96.42	Pop6	<i>P. balsamifera</i>
<i>Tuber maculatum</i>	UDB008857	<i>Tuber maculatum</i>	AJ969627	99.69	Pop6	<i>P. balsamifera</i>

<i>Cortinarius saniosus</i>	UDB008785	<i>Cortinarius saniosus</i>	DQ102681	99.66	Pop7	<i>Populus tremula</i>
Lactarius sp. 1	UDB008786	<i>Lactarius cyathuliformis</i>	UDB011523	95.73	Pop7	<i>P. tremula</i>
<i>Meliniomyces bicolor</i>	UDB008787	<i>Meliniomyces bicolor</i>	AY394885	98.00	Pop7	<i>P. tremula</i>
Lactarius sp. 1	UDB008788	<i>Lactarius cyathuliformis</i>	UDB011523	95.73	Pop7	<i>P. tremula</i>
<i>Ceratobasidium</i> sp.	UDB008789	<i>Ceratobasidium</i> sp.	EU218894	88.00	Pop7	<i>P. tremula</i>
<i>Cortinarius cf balteatus</i>	UDB008790	<i>Cortinarius cf balteatus</i>	FJ157117	98.71	Pop7	<i>P. tremula</i>
<i>Inocybe tetragonospora</i>	UDB008791	<i>Inocybe tetragonospora</i>	AM882748	99.43	Pop7	<i>P. tremula</i>
Cenococcum sp.	UDB008792	<i>Cenococcum geophilum</i>	DQ179119	97.93	Pop7	<i>P. tremula</i>
Hebeloma sp. 3	UDB008793	<i>Hebeloma incarnatulum</i>	AF430291	95.67	Pop7	<i>P. tremula</i>
<i>Russula</i> sp. 1	UDB008794	<i>Russula gracilis</i>	FJ845431	95.24	Pop7	<i>P. tremula</i>
<i>Cortinarius saniosus</i>	UDB008795	<i>Cortinarius saniosus</i>	DQ102681	99.66	Pop7	<i>P. tremula</i>
Tomentella sp. 20	UDB008796	<i>Tomentella ellisii</i>	UDB011603	95.78	Pop7	<i>P. tremula</i>
Meliniomyces sp.	UDB005018	<i>Cadophora finlandica</i>	EF093179	97.00	Pop8	<i>Populus tremula</i>
Cenococcum sp.	UDB005020	<i>Cenococcum geophilum</i>	DQ179119	97.93	Pop8	<i>P. tremula</i>
<i>Inocybe</i> sp.9	UDB005025	<i>Inocybe nitidiuscula</i>	HQ604245	89.17	Pop8	<i>P. tremula</i>
<i>Pachyphloeus</i> sp.	UDB005026	<i>Pachyphloeus melanoanthus</i>	EU543194	90.72	Pop8	<i>P. tremula</i>
<i>Tomentella</i> sp. 32	UDB005030	<i>Tomentella albomarginata</i>	UDB011601	91.50	Pop8	<i>P. tremula</i>
<i>Tomentella</i> sp. 29	UDB005031	<i>Tomentella cinereoumbrina</i>	UDB011602	95.38	Pop8	<i>P. tremula</i>
<i>Piloderma fallax</i>	UDB005109	<i>Piloderma fallax</i>	DQ179125	98.32	Pop8	<i>P. tremula</i>
<i>Inocybe</i> sp. 10	UDB005145	<i>Inocybe lacera</i> var <i>helobia</i>	HQ604334	87.21	Pop8	<i>P. tremula</i>
<i>Tomentella</i> sp. 31	UDB005175	<i>Tomentella coerulea</i>	UDB003307	93.72	Pop8	<i>P. tremula</i>
<i>Cortinarius subsertipes</i>	UDB005210	<i>Cortinarius subsertipes</i>	HQ604715	99.77	Pop8	<i>P. tremula</i>
<i>Tomentella</i> sp. 30	UDB005248	<i>Tomentella</i> sp.	AJ534913	99.41	Pop8	<i>P. tremula</i>

Lisa 2. Proovialade andmed

Lisas on toodud koondandmed proovide kohta.

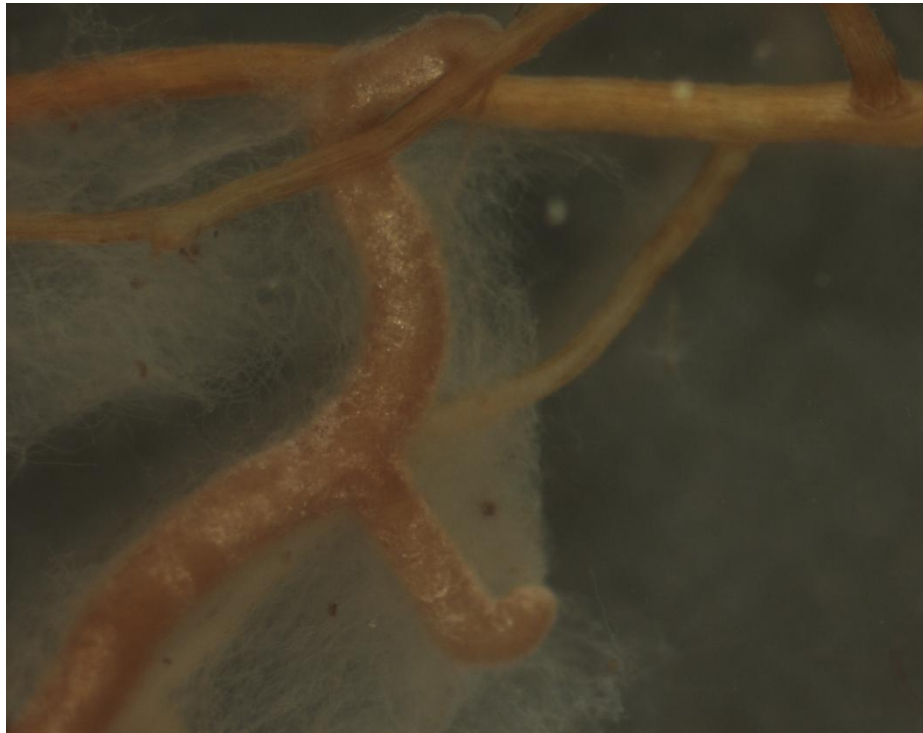
Sulgudes märgitud liigi epiteet pajuliikidel tähendab ebakindlat määrangut.

Lisa 2. Proovialade koondandmed.

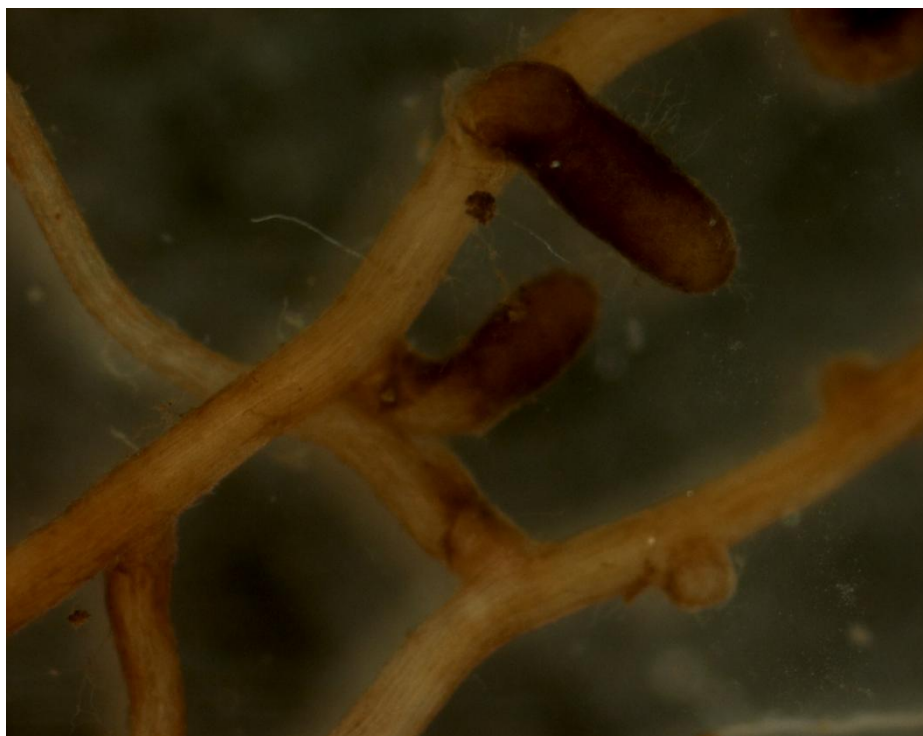
Indiviidi tähis	Peremeestaime liik	kasvuvorm	koordinaadid		kohanimi	veerežiim üleujutus kuudes	lõimis	mullaosakeste suurus	mulla pH H ₂ O	mulla org. aine %	Log org aine
			N	E							
Sal1	<i>Salix caprea</i>	puu	58,3762	22,9151	Saaremaa	0	kruus	3	7,41	4,743	0,676
Sal2	<i>Salix (dasyclades)</i>	põõsas	58,2672	27,3058	Järvselja	4	savi	0	6,48	38,346	1,584
Sal3	<i>Salix cinerea</i>	põõsas	58,2336	26,4225	Supilinna tiik	9	liivisavi	1	6,14	16,604	1,220
Sal4	<i>Salix alba</i>	puu	58,2343	26,4206	Tähtvere rand	4	liiv	2	7,21	35,568	1,551
Sal5	<i>Salix fragilis</i>	puu	58,2151	26,545	Sirgu küla	3	(liiv)savi	1	6,4	23,91	1,379
Sal6	<i>Salix cinerea</i>	põõsas	58,215	26,5445	Sirgu küla	4	savi	0	6,81	15,479	1,190
Sal7	<i>Salix fragilis</i>	puu	58,39368	26,7373	Raadi	0	liiv	2	7,43	7,064	0,849
Sal8	<i>Salix phylicifolia</i>	põõsas	57,5122	27,0452	Puura-Tamme	2	(liiv)savi	1	6,3	6,083	0,784
Sal9	<i>Salix cinerea</i>	puu	58,4219	26,5829	Tüki	1	(savi)liiv	1	6,1	91,253	1,960
Sal10	<i>Salix alba</i>	puu	58,43687	26,6511	Vorbuse	2	liiv	2	6,54	10,609	1,026
Sal11	<i>Salix cinerea</i>	puu	58,262	26,1601	Sillaotsa-Selli	7	turvas	0	4,74	94,84	1,977

Sal12	<i>Salix (starkeana)</i>	põõsas	58,2624	26,16	Sillaotsa-Selli	7	turvas	0	4,65	87,91	1,944
Sal13	<i>Salix triandra</i>	põõsas	58,57754	26,7485	Vedu	1	kruus	3	6,99	21,554	1,334
Sal14	<i>Salix caprea</i>	puu	58,28486	26,3668	Põrguauk	0	kruus	3	7,05	13,458	1,129
Sal15	<i>Salix (daphnoides)</i>	puu	58,27651	26,3528	Vahessaare	0	liiv	2	7,6	3,883	0,589
Sal16	<i>Salix viminalis</i>	põõsas	58,1948	26,7908	Sirvaku	0	kruus	3	7,28	5,482	0,739
Sal17	<i>(Salix aurita)</i>	põõsas	58,2555	27,0242	Virksimetsa	9	savi	0	4,66	10,017	1,001
Sal18	<i>Salix triandra</i>	põõsas	58,3939	26,709	Ülejõe rand	6	liiv	2	7,28	13,39	1,127
Sal19	<i>Salix pentandra</i>	puu	58,3201	26,4837	Keeri	1	liiv	2	7,77	2,291	0,360
Sal20	<i>Salix pentandra</i>	puu	58,39709	25,9771	Oiu	2	savi	0	6,95	20,498	1,312
Sal21	<i>Salix fragilis</i>	puu	57,9671	24,4043	Lemme	0	liiv	2	6,57	5,414	0,734
Sal22	<i>Salix (dasyclades)</i>	põõsas	58,46108	26,8116	Lüllil	5	savi	0	5,21	60,508	1,782
Sal23	<i>Salix alba</i>	puu	58,3415	26,7754	Luunja	11	savi	0	7,82	3,582	0,554
Pop1	<i>Populus berolinensis</i>	puu	58,32114	26,3915	Härjanurme	0	saviliiv	2	7,06	8,631	0,936
pop2	<i>Populus alba</i>	puu	58,36346	26,669	Eerika	0	saviliiv	2	6,86	11,397	1,057
Pop3	<i>Populus berolinensis</i>	puu	58,06918	27,0928	Põlva	0	saviliiv	2	7,41	7,201	0,857
Pop4	<i>Populus alba</i>	puu	58,39517	26,7359	Raadi park	0	saviliiv	2	6,62	7,448	0,872
Pop5	<i>Populus suaveolens</i>	puu	58,39174	25,7656	Tusti	0	liiv	2	7,2	7,56	0,879
Pop6	<i>Populus basamifera</i>	puu	58,39599	26,7566	Raadi	0	saviliiv	2	7,44	9,572	0,981
Aspen1	<i>Populus tremula</i>	puu	58,36517	26,6225	Haage	5	saviliiv	2	4,78	30,591	1,486
Aspen2	<i>Populus tremula</i>	puu	58,28342	27,3231	Järvselja	2	saviliiv	2	4,75	27,996	1,447

Lisa 3. Pildid ektomükoriisadest



Lisa 3. Foto 1. *Cortinarius alnetorum* ektomükoriisa liigil *Salix cinerea*.



Lisa 3. Foto 2. *Genabia fragilis* 1 ektomükoriisa liigil *Salix pentandra*.



Lisa 3. Foto 3. *Parascutellinia* sp. 1 ektomükoriisa liigil *Salix fragilis*.



Lisa 3. Foto 4. *Tomentella* sp. 11 ektomükoriisa liigil *Salix fragilis*.

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina

Marit Mett

(sünnikuupäev: 27.12.1985)

annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud teose

“Peremeestaime, veerežiimi ja mulla omaduste mõju pajuliste ektomükoriisale”,

mille juhendajateks on

Leho Tedersoo ja Mohammad Bahram

reprodutseerimiseks säilitamise ja üldsusele kättesaadavaks tegemise eesmärgil, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace-is lisamise eesmärgil kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni;

üldsusele kättesaadavaks tegemiseks Tartu Ülikooli veebikeskkonna kaudu, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace'i kaudu kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni.

Olen teadlik, et punktis 1 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.

Kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei rikuta teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse seadusest tulenevaid õigusi.

Tartus, 27. mai 2013

Marit Mett